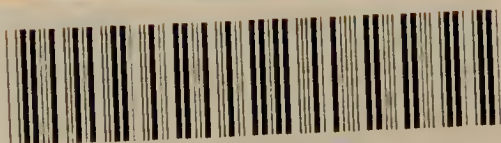






26. c4.

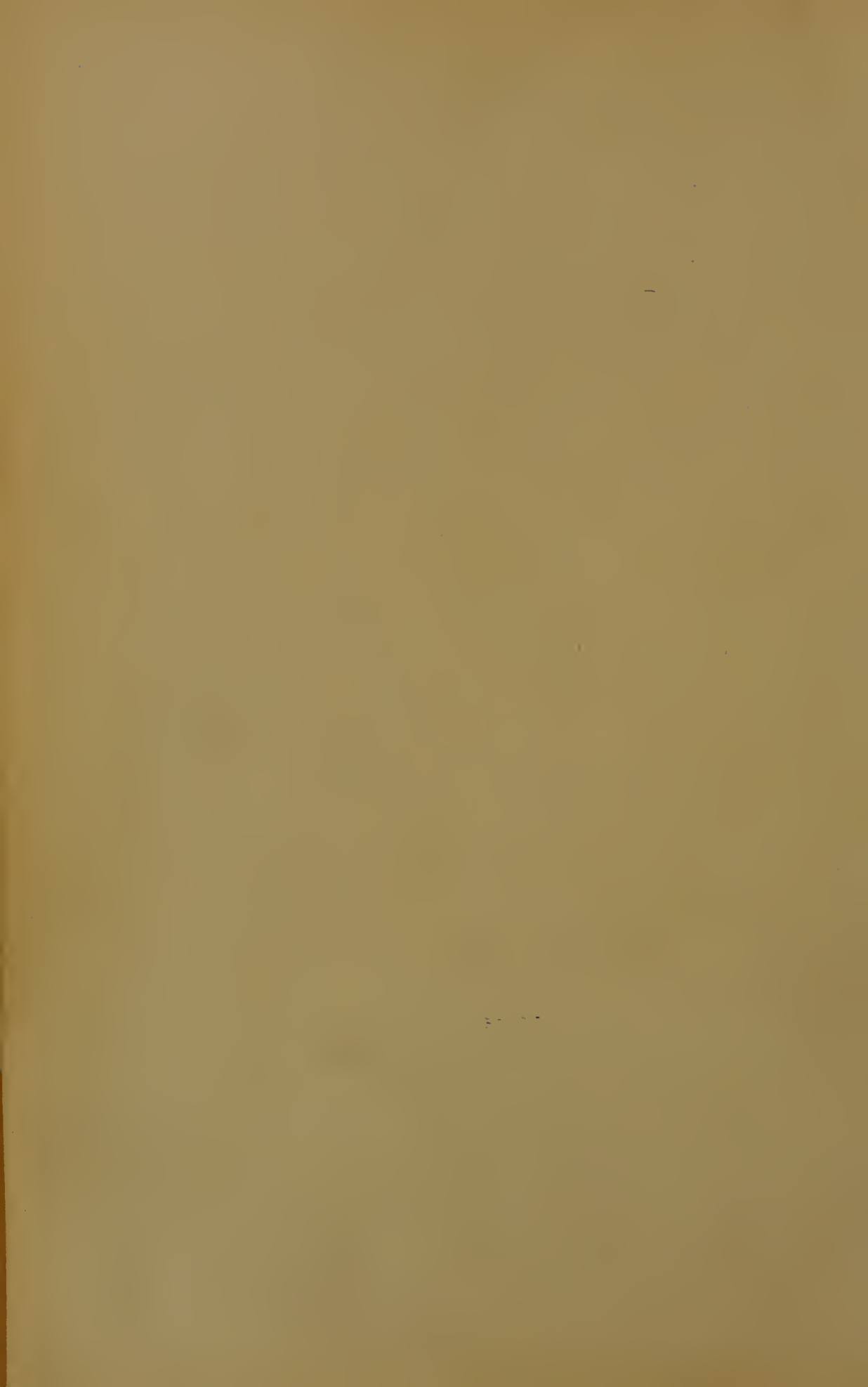


22102035007



Med  
K5289







GESAMMELTE ABHANDLUNGEN

ÜBER

# PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

VON

JULIUS SACHS

2314

ERSTER BAND

ABHANDLUNG I BIS XXIX

VORWIEGEND ÜBER

PHYSIKALISCHE UND CHEMISCHE VEGETATIONSPHÄNOLOGIEN

MIT 46 TEXTBILDERN



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1892.



17912

26.7.73

Alle Rechte, besonders das der Uebersetzung, vorbehalten.

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	weIMOmec
Call	
No.	G 4
	189, 2 -





## Vorrede.

---

Wenn man drei bis vier Jahrzehnte hindurch in einer Wissenschaft thätig gewesen ist und die Resultate in zahlreichen Abhandlungen mitgetheilt hat, so findet man zuletzt, dass dieselben sehr zerstreut sind; schliesslich weiss man kaum noch sicher, in welcher der zahlreichen Zeitschriften oder in welchem alten Bande von Akademieberichten man irgend eine Thatsache oder eine Idee zuerst publizirt hat.

Natürlich ist es für die Fachgenossen und speziell für die jüngeren unter ihnen noch schwieriger, die Arbeiten eines Autors, die derselbe vor 20 oder gar 35 Jahren veröffentlicht hat, zu kennen und aufzufinden. Dazu kommt die grosse Schwierigkeit für den, der es Ernst mit der Litteratur nimmt, ältere Schriften sich zur Lektüre zu verschaffen; was oft nur mit grossem Zeitverlust, Mühe und Kosten zu erreichen ist, selbst wenn man über eine umfangreichere Privatbibliothek verfügt.

Derartige Erwägungen waren es offenbar, welche schon früher eine Reihe von Forschern veranlasst haben, ihre zerstreuten Schriften zu sammeln und sie den Fachgenossen in bequemer Vereinigung darzubieten, und das was aus zahlreichen Bänden verschiedenster wissenschaftlicher Organe zusammengesucht werden müsste, in einen oder zwei Bände zusammenzustellen. Auf diese Weise sind eine Reihe der werthvollsten Werke zu Stande gekommen; ich erinnere nur an die Statical Essays von Hales, die Memoires von Dufrochet, die vermischten Schriften von Hugo Mohl, Payers Organogénie de la fleur u. s. w., welche mir meine Studien wesentlich erleichtert haben und ich wage zu hoffen, dass auch die vorliegende Sammlung Einem und dem Anderen denselben Dienst leisten könnte; wenigstens wurde ich wiederholt von jüngeren botanischen Freunden dazu aufgefordert, eine solche zu veranstalten.

Diese Bemerkungen mögen dem vorliegenden Unternehmen gewissermassen zur Entschuldigung dienen, denn es ist immerhin ein

Wagniss, einer neu heranwachsenden Generation Arbeiten darzubieten, die so zu sagen einer früheren Generation angehören, die aus einer Zeit stammen, wo die herrschenden Ansichten ganz andere waren als jetzt. Indessen ist zu unterscheiden, ob es sich dabei um That-sachen oder um Theorien handelt; wohl konstatirte, sorgfältig beschriebene That-sachen sind das feste Fundament jeder Wissenschaft und behalten ihren Werth für alle Zeit; die Theorien dagegen, obgleich für den Fortschritt der Wissenschaft unentbehrlich, wechseln von Jahr zu Jahr, verschwinden und machen neuen Theorien Platz. Ich habe daher in diese Sammlung mit wenigen Ausnahmen nur diejenigen meiner Abhandlungen aufgenommen, durch welche ich That-sachen konstatirt habe, wobei sich freilich nicht immer ganz vermeiden liess, auch auf Anschauungen Rücksicht zu nehmen, die gegenwärtig als veraltet gelten. Ich kann aber bei dieser Gelegenheit die Bemerkung nicht unterdrücken, dass man in der Litteratur vielfach der Auffassung begegnet, als ob neue wohl konstatirte That-sachen blosser Theorien wären und zwar nur deshalb, weil sie allgemein verbreiteten, falschen Ansichten widersprechen, so dass der Sach-verhalt geradezu umgekehrt wird. Es entwickelt sich in solchen Fällen gewöhnlich eine unerquickliche Polemik, in welcher die Vertheidiger unbegründeter Theorien gegen die neuen wohlbegründeten That-sachen auftreten und dem die Frende verderben, der mit schwerer Mühe die letzteren festgestellt hat, während der Chorus der Gegner sich darauf beruft, alle Welt wisse ja, dass die Sache ganz anders sei.

Nachdem ich seit mehr als 30 Jahren diese Erfahrung gemacht habe, war ich anfangs der Meinung, es wäre vielleicht zweckmässig, in die vorliegende Sammlung auch die polemischen Schriften aufzunehmen, an denen ich früher einen Theil meiner Zeit verschwenden musste. Indess, die Erfahrung, dass mit Polemik überhaupt nicht viel erreicht wird, mein Widerwille gegen solche und das Bedenken, dass es der jüngeren Generation sehr gleichgültig sein kann, ob vor 15 oder 30 Jahren jetzt allgemein geltende That-sachen angegriffen wurden, dies alles veranlasste mich, alle polemischen Abhandlungen von dieser Sammlung auszuschliessen.

Ausserdem habe ich eine lange Reihe von älteren Aufsätzen hier nicht aufgenommen, theils weil dieselben vorwiegend in populärer Form geschrieben waren, theils weil ihr thatsächlicher Inhalt so allgemein bekannt geworden ist, dass eine Reproduktion nicht mehr nöthig scheint; es gilt das z. B. von meinen Abhandlungen über die Ernährung von Landpflanzen durch wässerige Lösungen, über das Inulin, über den Transport der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen u. a. — auch wünschte ich diese Samm-



lung in mässigen Grenzen zu halten, um den Ankauf der beiden Bände nicht zu erschweren. Der im bisher Gesagten bezeichnete Standpunkt veranlasste mich auch, von manchen älteren Abhandlungen nur Auszüge aufzunehmen, was jedes Mal in der Aufschrift angedeutet ist; in anderen Fällen wurden ab und zu einige Zeilen oder ganze Seiten der Originalabhandlungen gestrichen<sup>1)</sup>; zuweilen auch kleine Zusätze gemacht; letztere, um den Leser in Kürze über gewisse Punkte zu orientiren. Dies wurde regelmässig durch die beigesezte Bemerkung: Zusatz 1892 angedeutet; dasselbe ist bei verschiedenen Textfiguren gesehehen, die ich nachträglich einigen der ältesten Abhandlungen hier beigegeben habe.

Diese Aenderungen wurden jedoch immer so vorgenommen, dass dadurch der Gesamteharakter der betreffenden Abhandlung nicht verändert wurde, denn gerade diesen wünschte ich beizubehalten. Der Zweck der gesammelten Abhandlungen ist, wie gesagt, die von mir seit 35 Jahren festgestellten Thatsachen, besonders auch soweit sie nicht in meinen Büchern enthalten sind, zusammenzustellen. In diesen letzteren, d. h. meiner Experimentalphysiologie 1865, den vier Auflagen meines Lehrbuches 1868 bis 1874 und den beiden Auflagen der Vorlesungen 1882 und 1887, habe ich den Hauptinhalt der hier vorgelegten Abhandlungen benutzt und theoretisch verarbeitet; man könnte daher wohl glauben, dass deshalb eine derartige Sammlung entbehrlich sei; ich bin jedoch anderer Meinung; in Lehr- und Handbüchern ist der Verfasser verpflichtet, neben seinen eigenen Ansichten und Erfahrungen auch alles Bedeutende, was Andere geleistet haben, zur Geltung zu bringen; die Symmetrie und Harmonie der Darstellung in einem derartigen Buch erfordert, dass der Verfasser selbst mehr in den Hintergrund tritt, um dem Leser ein wohlgeordnetes Gesamtbild des jeweiligen Standes der Wissenschaft zu zeigen, und dieses erfordert wieder in vielen Fällen, dass wissenschaftliche Sätze apodiktisch und mehr oder weniger doktrinär hingestellt werden, um dem Leser nicht durch kleinliche Diskussionen die grossen Züge des Gesamtbildes zu verderben. — Ganz anders liegt die Sache bei wissenschaftlichen Abhandlungen, wo es darauf ankommt, tiefer in die Feinheiten und versteckten Beziehungen eines Gedankens und in die Schwierigkeiten bei der Konstatirung einer Thatsache einzudringen. Für den eigentlichen Forscher liegt gerade in dieser individuell charakterisirten Gedankenarbeit der Reiz einer Abhandlung. Besonders aber sind es die zahlreichen Einzelheiten, die einer streng wissenschaftlichen Darlegung ihren Werth geben, die aber in ein

<sup>1)</sup> So z. B. in der ersten Abhandlung, wo dies leider nicht bemerkt ist.

Lehr- oder Handbuch nicht aufgenommen werden können: die eine Art von Publikationen kann also durch die andere nicht ersetzt werden und in diesem Sinne möchte ich die „Gesammelten Abhandlungen“, als eine Ergänzung zu meinen Büchern betrachten; in diesen versuchte ich, die jeweilig bekannten Thatsachen der Pflanzenphysiologie nach allgemeinen Gesichtspunkten darzustellen; um jedoch solche zu gewinnen, war es bei dem früheren Zustand unserer Wissenschaft vielfach nothwendig, zunächst die prinzipiell wichtigen Erscheinungen zu untersuchen, und diese sind es vorwiegend, welche ich in meinen Abhandlungen behandelt habe. Darin liegt nun auch der Grund, warum manche Fragen in diesen letzteren sehr ausführlich dargestellt wurden und wo es nöthig schien, lange Zahlenreihen zur Verwendung kamen.

Zum Schluss noch einige Worte über die Anordnung des Materials. Man könnte vielleicht glauben, es wäre das Einfachste und Zweckmässigste gewesen, die Abhandlungen in streng chronologischer Reihenfolge abzudrucken. Damit wäre jedoch denen, die das Werk benutzen wollen, nicht gut gedient, denn es würde sich zeigen, dass Abhandlungen, welche ganz ähnliche, prinzipiell zusammengehörende Fragen behandeln, der Zeit nach oft weit auseinander liegen, während in den zwischenliegenden Jahren ganz andere Themata behandelt wurden; dies liegt, zum Theil wenigstens, in der Natur pflanzenphysiologischer Forschung, die es nicht selten mit sich bringt, dass die Untersuchungen an lebenden Pflanzen, und die allermeisten meiner Arbeiten beziehen sich auf solche, durch den Eintritt des Winters auf das nächste Jahr, oder durch Mangel an Untersuchungsmaterial noch länger verschoben werden und unterdessen mögen andere Fragen dem Forscher sich aufdrängen, so dass Jahre vergehen können, bis man wieder zu dem ursprünglichen Thema zurückkehrt. Ich habe es daher versucht, neben der Berücksichtigung der chronologischen Reihenfolge eine Gruppierung der Abhandlungen in der Art zu treffen, dass diejenigen, welche ungefähr unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu vereinigen sind, in eine Abtheilung zusammengefasst wurden; innerhalb einer jeden Abtheilung wurden aber die einzelnen Aufsätze chronologisch geordnet. Es ist jedoch nicht zu leugnen, dass dies zuweilen in etwas gezwungener Weise stattfinden musste, weil nicht selten schwer zu entscheiden war, welcher Theil von dem Inhalt einer Abhandlung als für die Eintheilung massgebend zu betrachten sei. Für den Leser ist das übrigens ziemlich gleichgültig, da ein sehr ausführliches, von mir selbst gemachtes Register dem zweiten Bande beigegeben wird und das vorausgehende Inhaltsverzeichniss zur vorläufigen Orientirung genügt.



Die den alten Original-Abhandlungen mehrfach beigegebenen lithographirten Tafeln habe ich durch Textfiguren ersetzen lassen, da solehe im Allgemeinen dem Leser angenehmer sind; erst im zweiten Band werden einige lithographirte Tafeln, bei denen die genannte Veränderung unmöglich ist, folgen.

Der vorliegende erste Band enthält zum grössten Theil ältere Abhandlungen von 1859 bis in die siebziger Jahre; der zweite Band wird vorwiegend meine in den „Arbeiten des botanischen Instituts“ zuerst publizirten Arbeiten über Wachsthum, Reizbarkeit und Zellenlehre bringen und binnen kürzester Frist nachfolgen.

Dem Herrn Verleger bin ich zu vielem Dank verbunden für die Bereitwilligkeit, mit der er auf meinen Plan eingegangen und jedem meiner Wünsche freundlichst entgegen gekommen ist.

Würzburg, den 30. Juli 1892.

Dr. J. v. Sachs.



# Inhalts-Übersicht des ersten Bandes.

	Seite
Erste Abtheilung: Ueber Wärmewirkungen an Pflanzen.	
Abh. I.: Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile . . . . .	3
Abh. II.: Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur . . . . .	49
Abh. III.: Die vorübergehenden Starre-Zustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane . . . . .	84
Abh. IV.: Ueber die obere Temperatur-Grenze der Vegetation . . . . .	111
Abh. V.: Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter . . . . .	137
Abh. VI.: Ueber Emulsionsfiguren und Gruppierung der Schwärmosporen im Wasser . . . . .	145
Zweite Abtheilung: Ueber Licht-Wirkungen an Pflanzen.	
Abh. VII.: Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile . . . . .	167
Abh. VIII.: Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane . . . . .	179
Abh. IX.: Wirkung des Lichts auf Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter . . . . .	229
Abh. X.: Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen . . . . .	261
Abh. IX.: Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung . . . . .	293
Dritte Abtheilung: Ueber Chlorophyll und Assimilation.	
Abh. XII.: Auszug aus: Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll . . . . .	313
Abh. XIII.: Auszug aus: Mikrochemische Untersuchungen . . . . .	319
Abh. XIV.: Auszug aus: Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls . . . . .	324
Abh. XV.: Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern . . . . .	332
Abh. XVI.: Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung . . . . .	344
Abh. XVII.: Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter . . . . .	354
Abh. XVIII.: Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen . . . . .	388



## Vierte Abtheilung: Ueber Bewegungen des Wassers in Pflanzen.

Abh.	XIX.: Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen . . . . .	417
Abh.	XX.: Quellungsercheinungen an Hölzern . . . . .	446
Abh.	XXI.: Ueber das Welken abgeschnittener Sprosse . . . . .	469
Abh.	XXII.: Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen . . . . .	473
Abh.	XXIII.: Ueber die Porosität des Holzes . . . . .	511

## Fünfte Abtheilung: Ueber das Verhalten der Baustoffe bei dem Wachsthum der Pflanzenorgane.

Abh.	XXIV.: Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen	557
Abh.	XXV.: Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne	574
Abh.	XXVI.: Zur Keimungsgeschichte der Gräser . . . . .	619
Abh.	XXVII.: Zur Keimungsgeschichte der Dattel . . . . .	630
Abh.	XXVIII.: Ueber die Keimung des Samens von Allium Cepa . . . . .	644
Abh.	XXIX.: Ueber saure, alkalische und neutrale Reaktion der Säfte lebender Pflanzenzellen . . . . .	660

ERSTE ABTHEILUNG.

---

ÜBER

WÄRME-WIRKUNGEN

AN

PFLANZEN.

---





## I.

### Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute<sup>1)</sup> bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile.

1860.

(Aus den Berichten der mathem.-phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften 1860.)

Wenn man 1 bis 2 cm dicke Längsschnitte aus Kürbisfrüchten 12 bis 24 Stunden lang unter irgend einer, vor Verdunstung schützenden Verdeckung einer Temperatur von 3° bis 6° R. unter Null ausgesetzt lässt, so findet man dann auf dem dichten Parenchym einen Ueberzug von Eiskrystallen, die auf der Schnittfläche senkrecht stehend mit einander durch seitlichen Zusammenhang eine kompakte Masse darstellen, welche vermöge dieser Struktur ein sammetartiges Aussehen zeigt; auf dem lockeren Parenchym in der Nähe der Samenkörner, wo die Gefässbündel einen mehr radialen Lauf annehmen, findet sich dieser sammetartige Eisüberzug niemals, dagegen bildet sich hier ein schiefriges, schorffartiges Eis.

Wenn man mit einem spitzen, möglichst kalten Instrument in der Nähe der Schale einen Theil des Krystallüberzuges wegstösst, so erkennt man schon mit unbewaffnetem Auge, dass derselbe aus Säulen besteht, welche mit ihren

---

<sup>1)</sup> Die hier geschilderten Erscheinungen finden an Gewebemassen statt, deren Zellen durch Wände getrennt sind, von denen jede aus drei Lamellen besteht: einer mittleren aus Zellstoff gebildeten, der sogen. Zellhaut und zwei ihr rechts und links angelagerten Lamellen, die aus Protoplasma bestehen und den flüssigen Zellsaft direkt umschliessen. — Kurz nach dem Erscheinen dieser Abhandlung machte Nägeli darauf aufmerksam, dass die wesentlichen Veränderungen, welche das Erfrieren bewirkt, an dem Protoplasma sich vollziehen. — Für das Verständniss der mitgetheilten That-sachen ist dies zwar zunächst nur von sekundärer Bedeutung, wenn man die Wand zwischen zwei benachbarten saftigen Zellen als aus den oben genannten drei Lamellen bestehend ansieht. Da man jedoch mit dem Ausdruck Zellhaut meist nur die Zellstoff-lamelle bezeichnet, so habe ich hier bei dem Wiederabdruck, wo es mir zweckmässig schien, das Wort Zellwand substituirt. Zusatz 1892.

Seitenflächen dicht an einander liegen und auf der Schnittfläche senkrecht stehen, die Säulen sind beinahe gleich lang, wenn man die neben einander stehenden betrachtet, jedoch nimmt die Höhe von der Schale aus gegen das Centrum hin stetig zu und ab. Denkt man sich eine auf die genannte Schnittfläche senkrechte radial gestellte Ebene, so bildet die Durchschnittslinie derselben mit der Schnittfläche eine Abscissenlinie, auf welcher die Höhen der Säulen als Ordinaten stehen und mit ihren oberen Enden eine Kurve beschreiben, welche sich von der Schale aus rasch erhebt, dann einen weiten Bogen beschreibt und sich gegen das Centrum hin langsam zur Abscissenlinie hinabsenkt. Krystalle, welche in Reihen, parallel der Schale stehen, sind gleich lang; 2—3 mm innerhalb der Schale sind sie am längsten und erreichen 2—3 mm Höhe, wenn das Kürbissstück 24 Stunden lang bei 3—6° Kälte gelegen hat. Die Dicke der Säulen ist zwar ziemlich verschieden, im Mittel aber ist sie an allen Stellen des Schnittes dieselbe, nach einer Schätzung wechselt sie zwischen 0,1 mm bis 0,3 mm.

Obwohl bei dem Abstossen der Eiskruste meistens eine Menge einzelner Säulen sich abtrennen, so kann man doch auch grössere Stücke der Kruste unversehrt abheben, besonders wenn die Temperatur nahe bei Null ist.

Um diese Eisbildungen bei hinreichender Vergrösserung beobachten zu können, stellte ich das Mikroskop in eine Luft von  $-5^{\circ}$  bis  $-6^{\circ}$  R. an das offene Fenster eines ungeheizten Kollegien-Saales; einige Objektgläser und Instrumente wurden hinaus auf die kalte Mauer gelegt. Als Alles hinreichend kalt geworden war, begann ich am offenen Fenster des kalten Saales die Beobachtung, die der Hände wegen gewöhnlich nur eine halbe Stunde dauern konnte, dafür aber desto öfter von Neuem aufgenommen wurde.

Bringt man unter solchen Umständen ein Stück der krystallinischen Kruste so auf den Objektträger, dass man die oberen Enden der Krystallsäulen sieht, so erkennt man, dass sie sich mit ihren Seitenflächen unmittelbar berühren, zwischen je zwei Querschnitten sieht man nur eine einfache Trennungslinie. Die Gestalt der Säulen-Querschnitte ist ziemlich unregelmässig, doch überall nach dem Typus eines regulären Sechseckes gebildet, aber mit unzähligen verschiedenen Abweichungen von diesem. Die obere Aufsicht auf ein Stück der Eiskruste bietet einige Aehnlichkeit mit einem Querschnitt durch ein grosszelliges Parenchym mit wässrigem Inhalt. Setzt man einen Tropfen Wasser von  $0^{\circ}$  bis  $1^{\circ}$  R. auf die Krystallschicht, so beginnt ein langsames Aufthauen, die Querschnitte der Säulen weichen auseinander und eine grosse Zahl Luftblasen erscheint in dem Wasser.

Die Seitenansicht eines Krystallbündels, welches man in einem Tropfen kalten Wassers langsam schmelzen lässt, giebt ein sehr zierliches Bild. Die wie Basaltsäulen neben einander liegenden Eiskrystalle schliessen Luftblasen ein, welche in höchst regelmässige Längsreihen geordnet sind und den Kanten der Säulen parallel laufen. Meist sind die Blasen einer Reihe gleich gross,

und die ganze Reihe sieht dann aus wie eine lockere Perlenschnur; sehr häufig wechsell in einer Reihe je eine kleine und eine grosse Blase; oft sind die Blasen parallel der Säulenhöhe in die Länge gezogen, dann wechselt gewöhnlich in einer Reihe eine lange mit einer runden; bisweilen sind mehrere Blasen einer Reihe durch dünne Luftkanälchen mit einander verbunden, und nicht selten findet sich statt einer Blasenreihe eine einzige oder zwei lange kanalartige Blasen. Niemals kommt es vor, dass eine Blase quer gegen die Höhe der Säule ausgezogen wäre. Die Blasenreihen verlaufen in der homogenen Eismasse einer Säule entweder ganz nahe den Kanten oder Flächen, oder mehr im Innern derselben, zuweilen in der grossen Achse selbst. Es kommt auch vor, dass zwischen zwei Säulen eine Reihe von Interstitien sich findet, welche den Blasenräumen innerhalb der Säulen durchaus ähnlich ist. Meistens durchzieht eine Blasenreihe nur einen Theil der Höhe; die Reihe beginnt dann entweder an der Basis um in der Mitte aufzuhören, oder beginnt in der Mitte und verläuft bis zum oberen Ende der Säule; nicht selten ist dann die letzte Blase nur als eine halbkugelige Höhlung der Oberfläche vorhanden. Wenn das Krystallbündel in kaltem Wasser langsam schmilzt, so weichen die Kanten gleichzeitig in der ganzen Länge langsam aus einander; die Säulen verlieren dabei ihre kantige Form und nehmen Walzengestalt oder Keulenform an. Die Blasen innerhalb der Krystalle umgeben sich, wenn äusserlich das Schmelzen beginnt, mit hellen Höfen, d. h. um jede Blase herum beginnt eine Verflüssigung; jede Blase sieht dann aus wie ein gehöftes Tüpfel. Offenbar erfolgt dieses Schmelzen um die Luftblasen herum durch strahlende Wärme, welche die Eissubstanz durchsetzt und die Luft in der Blase erwärmt, während die geleitete Wärme den Krystall von aussen angreift.

Die Luftblasen bleiben nach dem Verschwinden der Krystalle in dem Wasser, wo sie sich zu grösseren Blasen vereinigen und einen Schaum bilden.

Bei der Seitenansicht eines Krystallbündels bemerkt man zahlreiche Krystalle, welche von der Basis aus wie Keile zwischen die anderen eingeschoben sind. Niemals finden sich solehe Eiskeile von oben her eingetrieben.

Die Substanz der Krystalle ist kein reines Wasser, sondern enthält eine Säure. Lässt man ein Krystallbündel auf blauem Lackmuspapier schmelzen, so röthet sich der fenehte Fleck sehr stark.

Ieh hatte diese Eisbildungen im Laufe meiner Untersuchungen über die Ursachen des Kältetodes, welche mich in diesem Winter beschäftigten, zufällig beobachtet, und es drängte sich mir nun die Frage auf, ob diese Erscheinung allgemein sei. Die wenigen kalten Tage, welche seit dem Neujahr noch eintraten, machten es möglich wenigstens mehrere Fälle zu konstatiren, welche auf Allgemeinheit schliessen lassen, da ich bei den auf das Gerathewohl gewählten Objekten jedesmal ein positives Resultat erhielt.



Quer- und Längsscheiben von Runkelrüben und Wasserrüben, von Möhren und Kohlrüben bedeckten sich unter gleichen Bedingungen wie die

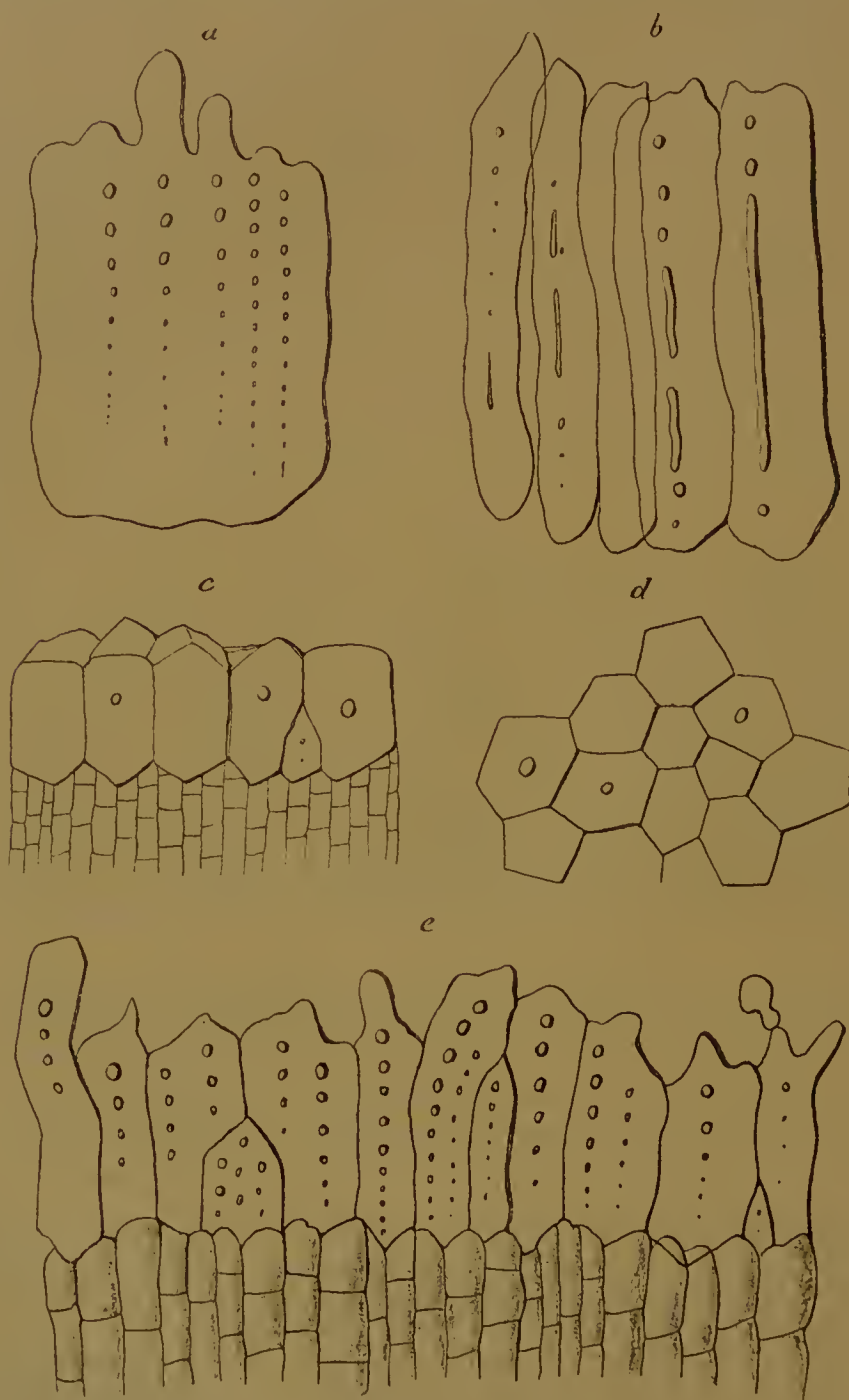


Fig. 1.

Eiskrystalle nach Skizzen vom Winter 1859 zu 60 d von oben gesehen, die anderen von der Seite; bei c und c die Gewebeschicht, aus der die Krystalle herausgewachsen.

— a Runkelrübe — b Apfel — c d c Blattstiel von Kohl.

Kürbisstücke mit krystallinischen Eiskrusten. Der Bau derselben stimmte mit dem oben Beschriebenen völlig überein, auch die mittlere Höhe und

Dicke der Säulen war dieselbe; sie standen jedesmal senkrecht auf der Schnittfläche.

Blattstiele von Runkelrüben und Grünkohl, welche in Töpfen vegetirten, wurden in Stücke von 1—2 cm Länge quer durchgeschnitten und in zugedeckten Gläsern der Kälte ausgesetzt. Die Querschnitte bedeckten sich mit Eiskrystallen. Bei dem Kohl waren sie besonders lang und gegen die Achse des Stiels hin gekrümmt; die Blasenreihen machten dieselbe Krümmung wie die Krystalle selbst. Sie waren hier nicht so von gleicher Länge wie bei den Kürbistücken und Wurzelscheiben; die oberen Enden der Säulen boten unregelmässige Zacken und Krümmungen. Auf den Blattstielquerschnitten der Runkelrüben bestand die Kruste aus sehr kurzen Säulen, welche sich von oben gesehen durch ihre regelmässigen sechseckigen Endflächen und Querschnitte auszeichneten. Statt der Blasenreihen enthielten diese kurzen Säulen je eine grosse Luftblase im Centrum.

In allen Fällen fanden sich zwischen die Hauptmasse der Säulen Eiskeile von der Basis aus eingeschoben, und immer bestanden die Krystalle aus saurem Wasser.

Wenn man Quer- und Längsscheiben von 1—2 cm Dicke aus Kürbissen, Runkelrüben, Wasserrüben u. s. w. unbedeckt auf einer kalten Mauer liegen lässt, so bilden sich nur auf der unteren, gegen die Mauer gekehrten Schnittfläche Krystallkrusten; die oberen, der Luft ausgesetzten Flächen bilden keine Krystalle und trocknen stark aus. Bedeckt man die Oberfläche einer Scheibe nur zum Theil mit einer Porzellan- oder Glasplatte, so bilden sich die Eissäulen nur auf dem bedeckten Theil. Legt man eine jener Scheiben auf den Boden eines bedeckten grösseren Gefässes, so findet man dann sämtliche Schnittflächen mit Krystallen überzogen. Aus diesen einfachen Versuchen geht mit aller Evidenz hervor, dass die Krystalle nur dann entstehen, wenn die Verdunstung höchst gering ist, und ferner, dass sich die Eissäulen aus dem Gewebe selbst hervorschieben, nicht etwa als reifähnlicher Niederschlag entstehen, dies wird schon dadurch abgewiesen, dass die Krystalle immer die saure Reaktion des Zellsaftes zeigen.

Setzt man die genannten Pflanzentheile einer Kälte von 12—20° R. aus, indem man sie innerhalb verschlossener Gefässe mit Kältemischungen umgiebt, so gefrieren sie in kurzer Zeit zu sehr harten Massen, auf den Schnittflächen bemerkt man alsdann aber keine Krystallkrusten. Lässt man dagegen die Scheiben bei 3° bis 6° unter Null langsam abkühlen, so bemerkt man schon nach 8—10 Stunden auf den Schnittflächen einen dünnen Eisüberzug von sammetartigem Aussehen; dieser Ueberzug besteht aus sehr kurzen Säulen von der beschriebenen Beschaffenheit; sie bilden eine allseitig zusammenhängende Masse. Nach einigen Stunden sind die Säulen schon merklich länger. Wenn die Masse des Pflanzentheiles einigermassen bedeutend ist, so findet man um diese Zeit das Gewebe noch völlig elastisch

und nicht gefroren, obwohl die Krystalle bereits ziemlich hoch sind. Je länger die Scheiben liegen bleiben ohne zu gefrieren, desto dicker wird der Ueberzug, desto länger die Säulen.

Dieses Wachsthum der Krystalle macht es gewiss, dass die Flüssigkeit aus dem Gewebe langsam heraustritt und dann an der Oberfläche erstarrt. Man braucht sich dieses Austreten nicht immer als durch eine Zusammenziehung des Gewebes verursacht zu denken. Denn obwohl manche Pflanzentheile bei dem Gefrieren eine merkliche Kontraktion zeigen, z. B. die Blattstiele, so ist dagegen bei den Wurzeltheilen diese Zusammenziehung zweifelhaft (siehe den Anhang zu dieser Abhandlung).

Man könnte auf die Annahme verfallen, dass durch die Ausdehnung des Wassers, welche von  $4^{\circ}$  C. abwärts eintritt, eine Auspressung stattfinden müsse. Dagegen sprechen folgende Gründe. Scheiben, welche  $10-12^{\circ}$  R. warm sind, enthalten das Wasser in einem Zustande, wo es einen grösseren Raum einnimmt als bei  $0^{\circ}$ , demnach kann es bei dem Erkalten nicht hinausgepresst werden; ferner die Krystalle bilden sich auf Scheiben, welche weit weniger Wasser enthalten, als sie in der That enthalten können; z. B. ein Stück aus dem festen Theile des Kürbisfleisches, welches im Stande war, binnen  $2\frac{1}{2}$  Stunden noch 3,5 Gramm Wasser aufzunehmen, bedeckte sich bei langsamem Gefrieren mit einer dicken Krystallkruste; da nun das Gewebe im Stande war, noch Wasser aufzunehmen, so kann die höchst geringe Ausdehnung zwischen  $4^{\circ}$  C. und  $0^{\circ}$  keine Ursache zur Auspressung sein; endlich ist das Wasserquantum, welches heraustritt um Krystalle zu bilden viel zu gross um sich durch derartige Ausdehnung selbst im günstigsten Falle erklären zu lassen. Eine Scheibe, welche 100 ccm Wasser enthält kann Krystallkrusten bilden, welche einige ccm Wasser geben: die Ausdehnung des Wassers zwischen  $4^{\circ}$  C. und  $0^{\circ}$  ist aber so gering, dass von 100 ccm kaum  $\frac{1}{100}$  ccm austreten würde, was bei der grossen Fläche der Scheiben eine verschwindend dünne Schicht giebt.

Indessen bedarf es weder einer Ausdehnung des Wassers noch einer Zusammenziehung des Gewebes, wodurch das Wasser hinausgepresst werden müsste, um das Wachsthum der Eissäulen zu erklären. Hierfür genügt es vollkommen die Eigenschaften imbibitionsfähiger Körper in Betracht zu ziehen. Jeder mit einer Flüssigkeit imbibirte Körper enthält nicht bloss in seinen Molekularporen, sondern auch auf seinen freien Oberflächen Wasser. Die durch den Schnitt freigelegten Zellhäute stehen einerseits mit dem flüssigen Zellinhalt in Berührung, die der Luft zugekehrte Oberfläche ist mit einer sehr feinen Wasserschicht überzogen, welche, wenn sie auf irgend eine Weise z. B. durch Verdunstung hinweggenommen wird, sich durch die Poren der Haut sogleich wieder erneuert. Es giebt einen sehr einfachen Beweis für das Vorhandensein dieser dünnen Wasserschicht auf den Oberflächen imbibirter Körper und für die Kraft, mit welcher sich das Wasser aus den



Poren auf die Oberfläche ausbreitet; der Beweis liegt darin, dass sich die Oberfläche eines imbibirten Körpers gegen Oele, Harze, Lacke ebenso verhält wie eine Wasserfläche. Wenn man z. B. Asphaltlack auf völlig trockene Harnblase, Amnionshaut, Papier streicht und dann gut austrocknen lässt, so klebt der Lack mit enormer Kraft an diesen Stoffen. Ist aber nur irgend ein kleiner Theil der nicht mit Lack bedeckt ist mit Wasser in Berührung, so imbibirt sich auch der überzogene Theil und in kurzem fällt der vorher so feste Lack in grossen Stücken ab; dies kann nur dadurch geschehen, dass sich zwischen die festen Theile der Haut und die daran klebenden Lackschichten eine Wasserschicht einschiebt, und zwar geschieht dies mit einer so grossen Kraft, dass dadurch die grosse Adhärenz des Lackes überwunden wird.

Also jede freie Zellhautfläche ist mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt, welche ganz allein vermöge der Imbibitionskräfte sich jedesmal wieder erneuert wenn sie weggenommen wurde. Angenommen nun diese Wasserschicht gefriert, so verhält sie sich dann wie eine trockene Lackschicht; es entsteht unter der Eishaut sogleich eine neue Wasserschicht, die nun ihrerseits wieder erstarrt und so geht es fort und muss es fortgehen, so lange die Zellhaut ungefroren bleibt d. h. solange sie imbibirt. Wird dagegen die Oberfläche des Schnittes so rasch erkältet, dass nicht nur die äusserste Wasserschicht, sondern der Zellsaft selbst gefriert, dann kommt dieser Prozess nicht zu Stande. Ebenso wenig kann er eintreten, wenn durch rasche Verdunstung die heraustretende Wasserhaut jedesmal sogleich weggenommen wird. Dies alles steht mit den Beobachtungen im besten Einklang; denn die Krystallbildung erfolgt nur bei geminderter Verdunstung und bei langsamer Abkühlung, das Gewebe ist unter den Krystallen, so lange sie wachsen, noch nicht gefroren.

Die Geschwindigkeit womit das Wasser von einem Schnitt durch ein frisches Gewebe verdampft, giebt ein Mass für die Geschwindigkeit, womit die Wasserschichten sich erneuern und somit ein Mass für die Geschwindigkeit des Wachstums der Krystalle. Von einer Schnittfläche einer Rübenscheibe, welche ungefähr 30 Quadratcentimeter Fläche hatte, verdunstete binnen einer Stunde bei  $-12^{\circ}$  R. über 4 Gramm Wasser; wäre diese Fläche bedeckt gewesen, wodurch die Verdunstung gehindert und die Abkühlung verlangsamt worden wäre, so hätten sich diese 4 Gramm Wasser in Gestalt einer Krystall-Kruste abgelagert.

Wenn nun auch die Imbibitionsthätigkeit allein hinreicht, um das Wachstum der Krystalle zu erklären, so ist es doch begreiflich, dass jede Kraft, welche das Wasser langsam und stetig aus den Zellen gegen die Oberfläche hin presst, in demselben Sinne wirken und die Krystallbildung fördern muss. Dies kann sowohl durch Zusammenziehung des Gewebes geschehen als auch durch einen hohen Grad von Turgor.

Die Krystalle sind selbst auf den dunkelsten rothen Zellen der rothen Runkelrübe immer farblos; es dringt demnach aus der rothen Zellflüssigkeit eine ungefärbte heraus; dies kann nur durch die endosmotischen Eigenschaften der Zellwand erklärt werden, welche bei ihrer Imbibition des Zellsaftes den Farbstoff zurücklässt, sowie die imbibirenden Häute aus Salzlösungen einen Theil des Salzes ausscheiden und eine verdünntere Lösung aufnehmen.

Man konnte vermuthen, dass die Dicke einer Eissäule je einer Zellengrösse entspreche, so dass jede Zelle ihren besonderen Krystall bilde; die Beobachtung lehrt aber in allen Fällen, dass die Krystalldicke mehrere Zellflächen umfasst; jeder Krystall erhält das Material zu seinem Wachsthum aus mehreren Zellen.

Wenn man in einem kalten Raume mit kalten Instrumenten präparirt, so ist es leicht, Schnitte herzustellen, welche den Krystalllängen parallel laufen, so dass man auf einem dünnen Schnitte des Gewebes die zugehörigen Krystalle aufsitzen sieht (Fig. 1. c. e.). Die Dicke der Krystalle scheint jedoch in gar keiner Beziehung zu der Grösse der sie erzeugenden Zellen zu stehen. Wie erwähnt, behalten sie ihre mittlere Dicke auf allen Theilen eines Kürbistückes bei, obgleich die Grösse der Zellen von aussen nach innen um das Mehrfache zunimmt. Auch ist die Dicke der Säulen nicht merklich verschieden, sie mögen auf dem Schnitt einer Runkelrübe, eines Kohlblattstieles oder des Kürbisfleisches stehen.

Besondere Erwähnung verdient der Umstand, dass die Krystalle ebenso auf den Quer- und Längs-Schnitten der Gefässbündel stehen, wie auf dem umgebenden Parenchym.

Demnach scheint es, dass die Dicke der Krystalle allein von den Molekularkräften abhängt, welche die Eisbildung überhaupt bedingen, nicht aber von der organischen Struktur der Unterlage. Es führt dies auf die Vorstellung, dass die auf der Oberfläche sich ausbreitende Imbibitionflüssigkeit eine kontinuierliche Schicht bildet. Bei dem Gefrieren derselben treten dann gewisse Mittelpunkte der Krystallisation auf, wodurch die dünne Eisschicht eine parquetartige Struktur erhält; in den neuen unterhalb sich ansetzenden Schichten verdickt sich dann jede Platte für sich und nach und nach wird die Dicke der Platten grösser als ihre Breite.

Die regelmässigen Abstände der Luftblasen in den Längsreihen stimmen sehr gut mit der Annahme dieses schichtenweisen Ansatzes. Offenbar wird die Luft im Moment des Erstarrens von der Flüssigkeit ausgestossen. Die Regelmässigkeit der Reihen zeigt, wie bei jeder neuen Ansatzschicht dieselben Kräfte in derselben Weise thätig sind.

Die Krystallbildung ist nicht von der organischen Struktur der Zellwände abhängig; sie können stark alterirt sein ohne der Eisbildung zu schaden. Scheiben, welche Wochen lang in Wasser gelegen und schleimig geworden

sind, zeigen sie ebensogut wie erfrorene, zerfliesslich gewordene Stücke. Auf demselben Stücke kann man mehrmals nach einander Krystalle erhalten, wenn man sie absehmilzt oder abhebt.

Die Krystallbildung ist ebenso von den Substanzen der Inhalte unabhängig, denn ihre Gestalt und Grösse ist übereinstimmend bei den verschiedenen Pflanzen, deren Geschmaek, Gerueh und Farbe hinlänglich ihre chemisehe Verschiedenheit erkennen lassen.

Durch die Thatsache, dass man Krystallkrusten unter bekannten Bedingungen auf Pflanzentheilen entstehen lassen kann, ist eine Reihe früherer Beobachtungen der experimentirenden Behandlung zugänglich geworden, und somit der Weg zu einer Erklärung derselben gegeben.

Es kann nicht zweifelhaft sein, dass wir in den eben beschriebenen Gebilden eine Erseheinung vor uns haben, welche mit den von Elliot, Hersehel, Dana, Le Conte, Bouhé, Caspary und Hugo von Mohl beobachteten Eiskrystallen auf lebendigen und todtten Pflanzen und auf feuehitem Boden in Form und Bildungsweise übereinstimmt. Mir steht von der Litteratur darüber nur die Abhandlung Caspary's: Auffallende Eisbildungen auf Pflanzen (Bot. Zeitg. 1854. S. 665) zu Gebote, worin eine Uebersieht der früheren Arbeiten gegeben ist; ausserdem erhielt ich erst während der Abfassung der vorliegenden Abhandlung die zweite Nummer der diesjährigen Folge der bot. Zeitung, worin Hugo v. Mohl am Schlusse seiner Abhandlung „über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen“ neue Beobachtungen über derartige Eisbildungen mittheilt. Durch v. Mohl's Beobachtungen gewinnt das Phänomen eine neue Bedeutung und grössere Allgemeinheit.

Stephan Elliot (a sketch of the botany of South Carolina and Georgia, Charlestown 1827 II. 322 citirt bei Caspary a. a. O.) beobachtete diese Eisbildungen an *Pluehea bifrons* D. C. (*Conyza* b. L.), welche in Carolina und Georgien häufig auf nassem Boden wächst; „diese Pflanze bietet häufig eine merkwürdige Erseheinung dar. Während des Winters zeigt die Basis des Stammes an jedem klaren Morgen krystallinisehe Fäden (fibres), fast einen Zoll lang, welche nach allen Seiten von ihm ausgehen.“

Sir John Herschel (Notice of a remarkable disposition of ice round the decaying stems of vegetables during frost; Lond. Edinb. and Dubl. phil. mag. and journal of sc. II. Jan.—Juni 1833 p. 110; bei Caspary a. a. O.) fand an den Stumpfen abgestorbener Disteln und Heliotropen blattartige Eisbildungen.

James D. Dana (Manual of mineralogy. 2nt Edit. New Haven et Philad. 1849 p. 46; bei Caspary a. a. O.) giebt an „an kalten Morgen des Frühlings und Herbstes findet man in diesem (Nordamerika's) Klima die Zweige von Pflanzen hin und wieder von faserigen Eislocken umgeben, welche senkreeht dem Stamme anhängen.“



Le Conte (observations on a remarkable exudation of ice from the stems of vegetables and on a singular protrusion of icy columns from certain kinds of earth during frosty weather: Lond. Edinb. and Dubl. phil. mag. and journal of sc. XXXVI. Jan.—Juni 1850; bei Caspary a. a. O.) beobachtete die Blatteisbildung wiederholt bei *Pluchea bifrons* D. C., *camphorata* D. C. in Carolina und Georgien. Er betrachtet diese Eisbildungen als Analogon der von ihm beobachteten faserig-massenhaften, welche auf dem Boden oft drei Zoll dicke Lagen bilden. Diese auf ziemlich nassem porösem Boden vorkommenden Krystallbildungen bestehen aus einer grossen Zahl von Eisfäden, welche miteinander zu faserigen Säulen verbunden sind, Bündeln von gesponnenem Glase ähnlich sehen, und rechtwinklig auf der Oberfläche des Bodens stehen, als ob sie in halbflüssigem Zustande von unzähligen Haarröhrchen desselben ausgegangen wären. Die faserigen Eismassen zeigten sich nur über einem Boden, welcher selbst nicht gefroren war.

Caspary (a. a. O.), welcher von dem Inspektor Bouché darauf aufmerksam gemacht wurde, beobachtete am 14. Novbr. 1853 Morgens 7—8 Uhr im Schöneberger bot. Garten bei einer Temperatur von  $-3^{\circ}$  R. die faserig-kompakten und die blattförmigen Eismassen an einer beträchtlichen Zahl von ausländischen im freien Lande stehenden Pflanzen, aber nicht an den in Töpfen erzogenen, z. Th. waren es einjährige, theils mehrjährige. „Die faserig-kompakten Eislagen bestanden aus kleinen dünnen Eisfäden von horizontaler Richtung, die senkrecht auf dem Holz aufsasssen, so dass sie über eine mehr oder minder grosse Fläche des Holzkörpers eine zusammenhängende, 1,5 bis 2 mm dicke Schicht bildeten; die einzelnen Fäden waren jedoch nicht zu isoliren; sie umgaben meist nicht den ganzen Holzkörper, sondern nur etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  desselben und zwar in einer Länge von 30—90 mm. Die Rinde war über ihnen der Länge nach durch eine oder zwei Spalten geöffnet, aber nicht der Quere nach in Stücke zerfetzt. Das Eis liess sich durch die Spalte gut sehen. Solche faserig-kompakte Eislagen zeigten sich nur an einigen wenigen Pflanzen, von denen er *Lantana aculeata* und *Tagetes bonariensis* anmerkte und genauer untersuchte.“

„Viel mehr in die Augen fallend und wirklich zierlich war die zweite Art der Eisbildung, die blätterige. Vertikale, bald schneeweisse, bald wasserklare Eisplatten von 10—160 mm Länge, 10—30 mm Breite und so dick wie starkes Papier, erhoben sich radial vom Holzcyylinder aus in mehr oder weniger regelmässiger Krümmung; sie zeigten horizontale Streifung, als ob sie aus horizontalen Eisfäden, die sich in vertikaler Richtung mit einander verbunden hätten, zusammengesetzt wären. Am Rande waren sie meist ziemlich gradlinig begrenzt, oft aber ging die horizontale Streifung hier in Zersfaserung über, so dass der Rand gefranzt oder lockenartig war. Die Eisblätter hatten die Rinde und das Cambium abgetrieben, sie der Länge und Quere nach gespalten und die Fetzen derselben hingen auf den Rändern

der Eisblätter. An vielen Stellen zeigte sich diese Eisbildung am ganzen Umfange des Stammes und es mochten bis gegen 30 Lamellen da sein, so dass sie in einem Durchmesser von 50—60 mm den Stamm umgaben, an anderen war sie nur einseitig und nur wenige Lamellen oder gar nur eine, oft vorzugsweise schön entwickelt, vorhanden. Besonders zierlich gebogen und mit gefranztem Rande, wie lockig, zeigten sich kürzere aber sehr breite Lamellen an den Zweigspitzen. Der Holzcylinder war oft und zwar durch mehrere Spalten gesprengt. Die Eislamellen drangen niemals aus einer Spalte hervor.“ Diese Lamellen wurden beobachtet an: *Perilla arguta*, *Alonsoa incisifolia*, *Cuphea cordata*, *tubiflora* und *platycentra*, *Heliotropium peruvianum*, *Manulea oppositifolia*, *Calceolaria perfoliata*.<sup>1)</sup>

Bei H. Hoffmann (Pflanzenklimatologie 1857 S. 329) findet sich noch eine hierher gehörige Notiz. „Blätter von *Viburnum Tinus* und *Aucuba* wurden zwischen zwei Blätter grauen Löschpapiers gelegt, diese zwischen zwei, wenige Linien dicke Schneelagen, diese zwischen zwei Glasplatten, welche also das Ganze einschlossen. Nach einer  $-10^0$  kalten Nacht fanden sich 27 Stunden später die Unterseiten, und zwar ausschliesslich, bei allen Blättern reichlichst mit feinen Eisnadelchen besetzt, von charakteristischer Gruppierung (in der Beschreibung nicht charakterisirt) bei jeder von beiden Pflanzen anders.“ „Eine Zerreissung, eine mechanische Verletzung war nicht zu bemerken.“

Hugo v. Mohl (in der genannten Abhandl. Bot. Zeitg. 1860 S. 15 u. 16) giebt folgende Mittheilung: „Es ist bekannt, dass die Blätter mancher Bäume z. B. von *Acer platanoides*, den verschiedenen Arten von *Juglans* u. s. w. wochenlang vollständig ihre grüne Farbe verloren haben können, und dass dennoch das Abfallen derselben nur allmählich von der Basis der Zweige gegen ihre Spitzen hin erfolgt, dass dagegen, wenn in einer hellen Nacht plötzlich Frostkälte eingetreten ist, den andern Morgen die Blätter mit einem Male massenhaft abfallen. Es trat diese Erscheinung in dem verflossenen Herbst am 23. Okt. ein. In der vorausgegangenen Nacht war das Thermometer zum ersten Male unter den Gefrierpunkt (auf  $-2^0$  R., im Freien wahrscheinlich tiefer) gefallen, es lag des Morgens ein starker Reif und stillstehende Wasser waren ziemlich stark überfrozen. Als ich des Morgens, so lange das Thermometer noch unter dem Gefrierpunkte stand und der Reif noch lag in den Garten ging, so war der Boden unter den Wallnussbäumen, Maulbeerbäumen u. s. w. bereits dick mit Blättern bedeckt, während sich immer noch weitere Blätter und zwar bei vollkommener Windstille ablösten. Die Untersuchung der Bäume zeigte, dass die Kälte stark genug gewesen war, um in den Blättern den Saft zum Gefrieren zu bringen. Als

<sup>1)</sup> Aehnliche, 2—3 cm breite, papierdünne Eislamellen beobachtete ich im Winter 1882 zu 1883 an alten, dicht über dem Erdboden hinliegenden fingerdicken Stämmen von *Plumbago Larpanthae*. Zusatz 1892.



ich die Blattnarben von den abgefallenen, oder gerade in der Ablösung begriffenen Blättern betrachtete, fand ich sie bei einer Reihe von Pflanzen mit einer dünnen Eisschicht bedeckt. Am auffallendsten war dieses bei *Paulownia* der Fall, wo eine, wenigstens  $\frac{1}{2}$  Linie dicke Eisscheibe, die sich mit dem Nagel als feste zusammenhängende Masse abdrücken liess, jede frische Blattnarbe bedeckte, während andere Blätter, welche noch am Zweige sassen, durch eine gleiche Eisscheibe bereits von der Blattnarbe völlig getrennt waren, aber auf der oberen Seite der Eisscheibe angefroren waren und dadurch am Abfallen gehindert wurden. Aehnliche, wenngleich weniger dicke Eiskrusten waren auf den grossen Blattnarben der abgefallenen oder im Abfallen begriffenen Blätter am *Gymnocladus*, *Ailantus*, *Juglans* leicht zu finden, während sie auf den kleineren Blattnarben, wie bei *Asimina triloba* zwar auch vorhanden, aber leichter zu übersehen waren. Es konnte keinem Zweifel unterliegen, dass bei diesen Gewächsen und namentlich bei *Paulownia* die Blätter auf eine rein mechanische Weise durch den zu einer Eisscheibe erstarrten Saft von dem stehenbleibenden Theil des Blattkissens losgerissen waren. Die nähere Untersuchung der nach Hause genommenen Zweige zeigte, dass sich die Eisscheibe in der Trennungsschicht der Blätter gebildet hatte. Es erklärt sich dies wohl zunächst daraus, dass die Zellen dieser Schichte besonders mit Saft erfüllt sind. Allein dieser Umstand kann die Bildung einer so dicken Eisscheibe, wie sie bei *Paulownia* vorkam, nicht erklären, sondern diese kann nur dem Austreten einer beträchtlichen Saftmasse aus der Blattnarbe ihre Entstehung verdanken. Es ist nun nicht leicht zu sagen, auf welche Weise der Frost dieses Austreten von Saft bewirkt, allein es wird kaum zu zweifeln sein, dass dieser Austritt von Saft dadurch bewirkt wird, dass die Kälte, ehe sie den ganzen Zweig durchdringt, und seine Saftmasse zum Erstarren bringt, zunächst eine Kontraktion der äusseren Schichten des Zweiges veranlasst und dass dadurch ein Theil der um diese Zeit in den Zweigen reichlich vorhandenen Saftmasse in die bereits gebildete Spalte der Trennungsschichte ausgepresst wird und hier gefriert. Ich gestehe übrigens, dass mich diese Erklärung nicht ganz befriedigt, indem es zweifelhaft erscheinen kann, ob ein solcher Druck, welchen die sich zusammenziehende Rinde auf die inneren Theile der Pflanze ausüben würde, die Bildung einer Eisscheibe von der Beschaffenheit, wie sie sich auf den Blattnarben von *Paulownia* darbot, zur Folge haben kann<sup>1)</sup>. Es war nämlich diese Eisscheibe offenbar nicht auf die Weise entstanden, dass

1) Diese Vermuthung von Hugo v. Mohl wird durch folgendes bestätigt. Wenn man Zweige von *Rhamnus*, *Betula*, *Fagus*, 2—3 cm dick und 10—12 cm lang, einige Zeit in Wasser liegen lässt, dann an den Querschnitten und der Rinde gut abtrocknet und so in eine Kälte von  $-5^{\circ}$  bis  $6^{\circ}$  R. legt, so treten an den Querschnitten während des Gefrierens grosse Wassertropfen hervor, welche sogleich zu dicken Eismassen erstarren; offenbar geschieht dies zum Theil durch Kontraktion des Holzes, das Wasser dringt mit bedeutender Gewalt und Geschwindigkeit hervor; die mikroskopische Untersuchung liess keine deutliche Sonderung der Eismasse in Säulen erkennen.

der zu Eis erstarrende Saft rasch und aus einzelnen Gefässmündungen ausgeflossen ist und die Spalte der Trennungsschichte überschwemmt hat, indem sie in diesem Falle aus einer gleichmässigen Eismasse gebildet gewesen wäre.“

— „Die Eisscheiben waren so gross, als die Blattnarbe selbst, am Rande scharf abgeschnitten und cylindrisch, und es zeigte das Eis in seiner Färbung (wohl in Folge von Einschluss kleiner Luftblasen) Unterschiede, je nachdem dasselbe sich über dem Parenchym der Blattnarbe, oder über den abgerissenen Gefässbündel gebildet hatte, insofern dasselbe an den Stellen, welche den Gefässbündeln entsprachen, nicht ganz durchsichtig sondern weissgefärbt war.“

Ich finde bei v. Mohl keine Angabe, ob die Eisscheiben aus Eisfäden oder Säulen bestanden, ihre Bildungsweise stimmt aber so sehr mit den Eiskrusten auf den Rübenscheiben und den Blattstielquerschnitten überein, dass man wohl die Annahme ohne Weiteres wagen darf.

Hugo v. Mohl beobachtete die von Le Conte zuerst beschriebene Bildung von Eiskrystallen auf dem Boden; die von ihm beschriebenen Bildungen sind um Tübingen bekannt und führen dort den Namen Kammeis. Er sah sie am 11. Novb. 1859 auf dem Gebirgszug des Schwarzwaldes; Eissäulen standen senkrecht aus dem Boden hervor. „Nach vorausgegangnem Regenwetter hatte sich der Himmel am 10. Novb. aufgeklärt und es war in der Nacht auf den 11. mit kaltem Nordwind Frost eingetreten. An diesem Tage fand sich nun an unzähligen Stellen, an denen der Boden von Vegetation entblösst war und eine steile Böschung bildete (in Hohlwegen, am Abhange von Gräben) diese auffallende Eisbildung. Dieselbe bestand theils aus isolirten, gewöhnlich aber aus massenweise neben einanderstehenden und theilweise aneinander angefrorenen Eisfäden, von der Dicke einer Nähnadel bis zur Dicke eines Rabenkiels, welche gewöhnlich vollkommen grade, nur selten gekrümmt waren und eine Länge von 1—2 Zollen hatten. Der Boden, auf dem sie aufsassen, bestand aus einem mit wenig Thon gemengten Sande und war mässig feucht. Bei der ersten Bildung der Eisnadeln war wohl die äusserste Schicht des Bodens gefroren gewesen, denn sie war von den Eissäulen in die Höhe gehoben worden, während das untere Ende derselben auf nicht gefrorenem Boden aufsass<sup>1)</sup>).

Fassen wir nun das Vorhergehende kurz zusammen, so sind bis jetzt folgende Fälle beobachtet.

1. Einzelne Eissäulen von Stephan Elliot und H. Hoffmann auf frischen Pflanzentheilen beobachtet; ich sah häufig einzelne kleine Säulen auf Rübenquerschnitten, welche unbedeckt gefroren (siehe ferner: Bonnet: Usage des feuilles LXXXII).

<sup>1)</sup> In der Umgegend von Bonn habe ich diese Kammeisbildungen später vielfach beobachtet, besonders oft an den Radspuren auf erweichtem Boden der Feldwege. Zusatz 1892.

2. Eisfäden durch seitliche Anlagerung zu Eisflächen vereinigt, von Herschel, Dana, Le Conte, Bouhé, Caspary, später von mir beobachtet.
3. Krystalle durch seitliche Anlagerung zu kompakten Massen von der Dicke einer Krystallhöhe verbunden; unter der Rinde todter Stämme von Herschel, lebender Stämme von Caspary, auf den frischen Ablösungsflächen der Blattkissen von v. Mohl, auf den Schnittflächen frischer Pflanzentheile von mir beobachtet; ähnliche, aber viel höhere Eissäulen auf feuchtem Boden von Le Conte, v. Mohl und mir beobachtet.
4. Die schorfigen Eisbildungen aus dünnen, meist sechsseitigen Tafeln bestehend auf dem grosszelligen, lockeren Parenchym des inneren Kürbisleisches von mir beobachtet.

Folgendes sind die wichtigsten Punkte, in denen diese Gebilde übereinstimmen:

- I. Ihre Gestalt weist jederzeit darauf hin, dass sie nach und nach wachsen; ich habe an den von mir beobachteten dieses Wachsen direkt verfolgt.
- II. Das Wachsthum erfolgt immer in einer Richtung, welche auf der Unterlage senkrecht steht.
- III. In allen Fällen lässt sich das Wachsthum nur dadurch erklären, dass während desselben die Unterlage, welche das Material dazu liefert, noch ungefroren bleibt, bei den von mir beobachteten Eisbildungen und bei denen des Bodens ist dieses beobachtet, bei den anderen weisen die Umstände darauf hin.
- IV. Die Bildung dieser einseitig wachsenden Krystalle erfolgt jederzeit bei geringer Kälte, und nur auf solchen Unterlagen, welche bis dahin eine höhere Temperatur besaßen.
- V. Das Quantum und die Bildungsweise der Krystalle weist in allen Fällen darauf hin, dass das sie bildende Wasser weder allein durch Zusammenziehung der Unterlage, noch durch Ausdehnung des Wassers austritt.

Leider hat keiner der früheren Beobachter die Krystalle mikroskopisch untersucht (und die Erklärungen Le Conte's und Caspary's sind so gänzlich verfehlt, dass ihre nochmalige Reproduktion am Besten unterbleibt.)

Meine oben angegebene Erklärung unterscheidet sich von der v. Mohl's nur durch das Wort „aussiekern“, welches er braucht und für welches er keine bestimmte Kraft angibt; wogegen ich eine allgemein bekannte und bestimmte Kraft, die Inbibitionsthätigkeit, als Ursache des kontinuierlichen Wasseraustrittes bezeichnet habe. Dass H. v. Mohl keinen wesentlichen Unterschied zwischen der Bildung der Boden-Krystalle und der Eiskrusten auf Pflanzen macht, geht daraus hervor, dass er auf die mitgetheilte Vor-



stellung, die er sich von dem Bildungsprozess des letzteren macht, durch die Bildung des Kammeises geleitet wurde. „Man kann sich ihre Entstehung (der Bodenkryrstalle) kaum anders denken, als dass während der Erstarrung des Wassers in den äussersten Endigungen der den Boden durchziehenden leeren Räume ein beständiges schwaches Nachsickern von Wasser stattgefunden hat, durch welches das Material zu beständigem Ansatz neuen Eises am Grunde der Nadeln geliefert wurde.“

Es ist klar, dass die von mir gegebene Erklärungsweise sich ebensogut dem Boden anbequemt, wie den Pflanzengewebe. Ich stimme daher v. Mohl's Ansicht vollkommen bei, wenn er zwischen den Eisbildungen auf dem Boden und auf Pflanzen keinen wesentlichen Unterschied statuirt.

Auch hält es v. Mohl für möglich, dass das „Aussickern“ durch die Zusammenziehung der Zweige bei der Abkühlung noch unterstützt werde.

Dass Bouché und Caspary die blättrigen und faserig-kompakten Eisbildungen nur auf Pflanzen des freien Landes beobachteten, möchte ich in Folgendem begründet finden. Wenn es zur Erklärung jener Eisbildungen auch nicht nöthig ist, mit Caspary einen von den Wurzeln ausgehenden bedeutenden Saftdruck anzunehmen, welcher die Flüssigkeit über die Oberfläche des Holzes hinauspresst, bei so niedriger Temperatur aber nicht existirt, so erfordert doch die Quantität des Eises, wie Caspary mit Recht angiebt, einen Zufluss von unten. Bei den Pflanzen in freiem Lande findet dieser Zufluss statt, denn die grosse Masse des Bodens kühlt sich bei den ersten Nachfrösten nur wenig ab, die Wurzeln stehen in einem noch ziemlich hoch temperirten Medium, nehmen Wasser auf und senden es nach oben. Bei den in Töpfen stehenden Pflanzen kühlt dagegen die Erde schon in wenigen Stunden stark aus, wenn die Temperatur unter  $0^{\circ}$  sinkt, die Wurzeln hören dann auf Wasser aufzunehmen und hinaufzusenden. Man kann sich durch sehr einfache Versuche von der Sistirung der Wurzelthätigkeit durch Abkühlung des Bodens überzeugen. Wenn man Tabak- oder Kürbispflanzen<sup>1)</sup> in gläsernem Gefässen erzogen hat und diese Gefässe einige Stunden lang mit Schnee umgiebt, so fangen die Blätter an stark zu welken; die Lufttemperatur von  $4-10^{\circ}$  R. unterhält nämlich die Ausdünstung während die Wurzeln in dem abgekühlten Boden das Verlorene nicht ersetzen können; erwärmt man dann den Boden auf  $10-15^{\circ}$  R., so werden die Blätter wieder straff, weil die Wurzeln wieder thätig geworden sind.

Demnach erklärt sich das Nichterscheinen der Eisbildungen auf den Topfpflanzen daraus, dass bei ihnen der Zufluss von unten nicht stattfindet.

Als Resultat der vorstehenden Betrachtungen möchte ich folgende Sätze hinstellen: Wenn imbibirte Körper (Zellhäute, thoniger oder humoser Boden) von hinreichender Masse, um langsam auszukühlen, über  $0^{\circ}$  warm sind und an

<sup>1)</sup> Besonders geeignet sind Begonien. Zusatz 1892.

ihren Oberflächen von einer unter  $0^0$  kalten Luft berührt werden, so erstarrt die äussere Schicht des Imbibitionswassers zu Eis und bildet seitlich verbundene, mehr oder weniger regelmässig sechseckige Platten; durch Erneuerung der abgefrorenen Wasserschicht und Erstarren derselben verdicken sich diese Platten und endlich erscheint die zuerst gebildete Platte nur als die oberste Schicht einer mehr oder weniger hohen Eissäule. Jede Kraft, welche sehr langsam und kontinuierlich ein Austreten des Wassers im Sinne der Imbibition bewirkt, kann die Krystallbildung befördern, solche Kräfte sind die Kontraktion des Gewebes, und der von den Wurzeln aus stattfindende Nachschub.

## A n h a n g.

### Ueber die Zusammenziehung saftiger Pflanzentheile bei dem Gefrieren.

Herr Prof. H. Hoffmann hat in seinen Grundzügen der Pflanzenklimatologie 1857 S. 327—329 Messungen angegeben, um auf volumetrischem Wege die Zusammenziehung saftiger Pflanzentheile bei dem Gefrieren zu erkennen. Die Kontraktionen, welche er auf diese Weise erhielt, erreichen bei Blättern 21 bis über 30 Proz. des ursprünglichen Volumens. Diese ganz unglaublich grossen Zusammenziehungen veranlassten mich zu neuen Versuchen über diesen Gegenstand um so mehr als ich die von Herrn H. Hoffmann befolgte Methode für unbrauchbar halte<sup>1)</sup>. Die Blätter wurden von ihm in das  $7^0$  warme Wasser in einem Masseyylinder eingetaucht, dann dem Frost ausgesetzt und abermals in das  $6^0$ — $7^0$  warme Wasser eingetaucht. Die Differenzen der Wasserhöhe bei beiden Messungen wurden als Kontraktionen durch den Frost bezeichnet. Allein gefrorene Blätter, welche man in Wasser von  $7^0$  taucht sind momentan erfroren, d. h. rasch aufgethaut wie aus dem folgenden Theil meiner Abhandlung erhellen wird. Diese rasch aufgethauten Blätter nehmen nicht nur ein anderes Volumen an als sie im Zustande der Erstarrung hatten, sondern sie zeigen auch ein durchaus verändertes Verhalten gegen Wasser. Die frischen Blätter sind niemals mit Wasser gesättigt, nehmen dasselbe also noch aus dem Masseyylinder bei dem Untertauchen auf; bei einem gefrorenen Blatte tritt nicht nur eine ganz andere Wasserkapazität auf, sondern die Aufnahme und Abgabe von Wasser, die Diffusion findet hier mit ausserordentlich grosser Geschwindigkeit statt, so dass bei dem ersten und bei dem zweiten Messen unter Wasser während der Beobachtung Volumveränderungen stattfinden, welche mit der Zusammenziehung

---

<sup>1)</sup> Dass ich diese Angaben nicht ganz unterdrücke, geschieht nur, um zu zeigen, wie es 1857 und noch Jahre lang nachher mit der Pflanzenphysiologie bestellt war. Zusatz 1892.



bei dem Gefrieren nichts zu thun haben, und diese Aenderungen sind um so komplizirter als sie mit Aufnahme des Masswassers verbunden sind. Aber selbst wenn Alles das nicht stattfände, so wäre der Einwurf nicht zu beseitigen, dass H. Hoffmann bei seiner zweiten Messung nicht das gefrorene, sondern das rasch aufgethaute getödtete Blatt mass.

Da ich kein Mittel kenne, um überhaupt an Pflanzentheilen so genaue volumetrische Beobachtungen zu machen, wie sie für den gegenwärtigen Zweck allein werthvoll sein können, so beschränkte ich mich darauf, lineare Messungen zu versuchen, aus denen sich doch wenigstens annähernd die Volumänderung abschätzen lässt.

Blätter wurden an der Stielbasis abgeschnitten, dann die Lamina beiderseits von der Mittelrippe abgeschnitten. Der verlängerte Blattstiel wurde dann mit seiner konkaven Seite auf eine grade Linie auf weissem Papier aufgedrückt und an beiden Endpunkten mit einem sehr spitzen harten Bleistift Punkte gemacht; dann kam der Pflanzentheil in eine zugestopfte Röhre um Verdunstung zu verhindern und diese in eine Kältemischung, aus Schnee und Schwefelsäure, worin die Stiele binnen 10—15 Minuten völlig hart wurden; sodann wurden sie in einem kalten Zimmer wieder auf die Linie gelegt, das eine Ende auf den entsprechenden Bleistiftpunkt, das andere Ende fiel dann innerhalb des früheren Endpunktes und wurde hier mit einem neuen Punkt möglichst genau bezeichnet. Erst dann wurden mit dem Zirkel die Entfernungen gemessen.

Blattstiel sammt Mittel- rippe von:	Länge		Zusammenziehung in Proz. der ur- sprüngl. Länge.
	frisch.	gefroren.	
Winter-Raps	88 mm	86 mm	1,70 Proz.
Rothe Lupine	71 „	70,3 „	0,99 „ „
Ballota nigra	135 „	134 „	0,73 „ „
Grünkohl	208 „	206 „	0,96 „ „
Ranunculus repens	52,0 „	50,2 „	3,46 „ „
Capsella	82,5 „	80,5 „	2,42 „ „
Tabak	193 „	180 „	1,64 „ „
Blatt von Allium cepa	199 „	194 „	2,51 „ „

Der Blattstiel des Tabaks zog sich bei dem Aufthauen nochmals um 1 mm zusammen.

Wie man sieht, habe ich bei den Messungen meist nur die ganzen Millim. angegeben, diess geschah weil bei dem Auflegen des Stiels auf das Papier eine gewisse Willkürlichkeit nicht zu vermeiden ist, zumal nach dem Gefrieren, so dass die Angabe von Zehntelmillimeter schon zu den illusorischen Genauigkeiten gehört.

Die hier mitgetheilten Zahlen für die linearen Zusammenziehungen dürfen nicht unmittelbar zu Schätzungen über das Volumen benutzt werden,

denn es ist sehr wahrscheinlich, dass die Zusammenziehung senkrecht gegen die Achse der Stiele viel geringer ist. Jedenfalls zeigen diese Messungen eine ungleich geringere Kontraktion, als Hoffmann erhalten hat. Wenn so grosse Zusammenziehungen stattfänden, wie er sie angiebt, so würde man mit blossen Augen ohne alle Messung das Resultat erkennen, da seine Volumänderungen den dritten Theil (*Dracaena cernua*) des Gesamtvolums erreichen.

Ich habe ferner aus Rüben und Kürbisfleisch quadratische und prismatische Stücke möglichst gross ausgeschnitten, auf Papier ihre Dimensionen bezeichnet und dann gegen Verdunstung geschützt gefrieren lassen. Es ist mir aber niemals gelungen eine deutliche Volumänderung zu bemerken; es ist dies um so merkwürdiger, da diese Theile durch Verdunstung enorme Kontraktionen erfahren.

Die Zusammenziehung bei dem Gefrieren ist auf der Unterseite der Blattstiele des Raps viel stärker als auf der Oberseite, denn wenn man ganze in Töpfen stehende Pflanzen gefrieren lässt, so krümmen sich die Stiele stark und biegen sich abwärts. Setzt man eine gefrorene Rapspflanze an die Sonne, so krümmen sie sich so raseh aufwärts in ihr natürliche Lage, dass man die Bewegung mit den Augen leicht verfolgen kann. Auch die Unterseiten der Blätter ziehen sich bei dem Gefrieren stärker als die Oberseiten zusammen, wodurch sich die Lamina nach unten zusammenrollt. Ich erwähne diese schon von Linné (*Amoenit. academ. Vol. IV de somno plant. p. 338*) bei *Euphorbia Lathyris* und von Göppert (*Wärme-Entwicklung 1830. S. 12*), ausserdem bei *Cheiranthus* u. a. gesehene Stellungsänderung der Blätter nur um die Bemerkung daran zu knüpfen, dass das Abwärtsbeugen der Stiele und die Einrollung der Lamina schon vor dem Erstarren eintreten, dass also die Zusammenziehungen durch Kälte nicht eine alleinige Folge des Gefrierens ist, sondern bei, einem gewissen Grade der Abkühlung dem Gefrieren vorausgeht. Daraus ergibt sich nun das Faktum, dass starke Temperaturerniedrigungen oder besser Temperaturänderungen in der Nähe des Eispunktes als Bewegungsursache wirken.

### Veränderung der Zellen durch rasches Aufthauen.

Wenn man einen Kürbis der Länge nach durchschneidet, so bemerkt man auf dem Schnitt dreierlei Schichten welche, durch den Lauf der Gefässbündel und die Festigkeit des Parenchyms charakterisirt sind. Unmittelbar innerhalb der Schale liegt eine Schicht, worin man nur Querschnitte von Gefässbündel bemerkt, weiter nach innen werden die Bündel zahlreicher und nehmen eine der Peripherie parallele Richtung an, endlich in der Nähe der Samen biegen die peripherischen Läufe in radiale Richtungen ein. Bezeichnen wir daher die beiden organischen Enden der Frucht als Pole, so hat man unter der Schale eine Bündelschicht, deren Lauf dem Aequator parallel

geht; die mittlere Schicht besteht aus Bündeln, welche die Richtung der Meridiane haben, die dritte läuft radial.

Auf einem frisch gemachten Längsschnitt bemerkt man auf dem Querschnitt jedes äquatorial verlaufenden Bündels einen hellen kleinen, kugelförmigen Tropfen, der sich in Kurzem bedeutend vergrößert; sie erreichen oft 5—6mm Durchmesser ohne ihre runde Gestalt zu verlieren; diese aus den Gefässbündeln kommende Flüssigkeit färbt ein rothes Lackmuspapier dunkelblau; das umgebende Parenchym dagegen ist stark sauer wie gewöhnlich. Wenn man die zuerst hervorquellenden Tropfen mit einem Filtrirpapier abtrocknet, dann einen Streifen neutrales Lackmuspapier auf den Schnitt legt und mit dem Finger ein wenig andrückt, so färbt sich das Papier an allen Stellen, wo es das Parenchym berührte, roth, nur da wo es auf die Querschnitte der äusseren Bündelschicht aufgedrückt wurde, zeigen sich intensiv blaue Punkte. Es ist demnach kein Zweifel, dass in der Kürbisfrucht ein chemischer Gegensatz zwischen den Gefässbündeln und dem Parenchym besteht. Da ich im Dezember, wo ich dies zuerst beobachtete, noch eine Kürbisfrucht mit einigen Blättern in einem Topf im Laboratorium stehen hatte, so konnte ich mich überzeugen, dass in den Querschnitten der Blattstiele dasselbe zu beobachten ist. Die aus den Bündeln austretende Flüssigkeit ist deutlich alkalisch, das Parenchym der Rinde stark sauer. Drückt man einen Querschnitt des Blattstiels öfter nach einander auf einen neutralen Streifen Reagenzpapier, so erhält man rothe Kreisflächen, in denen die blauen Gefässbündelabdrücke einen Zirkel bilden. Ein Kürbiskeim, dessen Kotyledonen noch klein aber schon grün waren und der bereits zwei kleine Blättchen besass, gab dieselben Reaktionen, wenn man den Querschnitt des Keimstengels auf Reagenzpapier aufdrückte; zehn blaue Punkte in einem rothen Kreise. Die allerdings verkümmerte Wurzel und die Kotyledonen zeigten keine alkalische, sondern allein saure Reaktion<sup>1)</sup>.

Das Vorkommen alkalischer Flüssigkeiten neben den gewöhnlich sauren Säften des Parenchyms wurde zuerst von Payen (Compte rendu Bd. XXVII No. 1—2. 1848; bot. Zeitg. 1848. S. 849) beobachtet. Aus der Gegenwart der Ablagerungen von  $\text{CaCO}_3$  in gewissen Zellen der Urticeen folgerte er, dass diese Zellen schwach alkalisch sind, während das umgebende Gewebe sauer ist. Die hellen oberflächlichen Drüsen auf dem Mesembrianthemum crystallinum bezeichnet er als mit alkalischer Flüssigkeit gefüllt; das unterliegende Gewebe ist sauer. Dagegen scheint es bis jetzt nicht bekannt zu sein, dass die Gefässbündel in den vegetativen Theilen und in der Frucht einer Pflanze zu allen Lebenszeiten alkalisch sind und in einem sauren Parenchym verlaufen.

<sup>1)</sup> Vergl. die spätere Abhandlung über saure, neutrale und alkalische Reaktion.



Die aus den Querschnitten der Gefässbündel der Kürbisfrucht hervorgehenden alkalischen Tropfen nehmen nach  $\frac{1}{2}$  Stunde ein trübes milchweisses Ansehen an, bei Berührung mit einer Spitze bemerkt man, dass sie sich mit einer festen, elastischen Haut umgeben haben; nach einigen Stunden ist die ganze anfangs flüssige Kugel zu einer festen Masse erstarrt und ist nun elastisch wie Kautschuk. Erhitzt man ein hinreichendes Quantum dieser Substanz auf einem Platinblech, so entwickelt sich ein nach verbranntem Horn riechender Dampf; es bleibt eine voluminöse Kohle zurück, welche schwer verbrennt. Die Asche ist im Verhältniss zu der Substanz sehr bedeutend; setzt man einen Tropfen Wasser darauf, so wird sie gänzlich aufgelöst, besteht also aus Alkalisalzen; ein rothes Lackmuspapier in die Lösung getaucht wird dunkelblau.

Da Braconnot (Rochleder Phytochemie 91) in den Kürbissen die Gegenwart eines Ammoniaksalzes angiebt, so kam ich auf die Vermuthung, die alkalische Reaktion der frischen Bündelflüssigkeit könne von einem solchen herrühren. Das scheint aber nicht der Fall zu sein, denn die blauen Flecken, welche sie auf dem Reagenzpapier zurücklässt, bleiben auch nach starkem Austrocknen und Erwärmen desselben, und die bedeutende Quantität der fixen Alkalien in der Asche dieser Flüssigkeit giebt der Annahme Raum, dass die alkalische Reaktion der frischen Flüssigkeit von einem fixen Alkali herrührt. Setzt man auf einen frischen Schnitt einen Tropfen Molybdänposphorsäure, so entsteht auf jedem Gefässbündel eine kleine weisse Kruste; wäre Ammoniak zugegen, so würde diese gelb sein. Jenes Reagens auf eine dünne Schicht Kali, welche man auf Glas ausgebreitet hat, gesetzt, giebt eine ebensolche weisse Haut.

Die in den Bündeln enthaltene Flüssigkeit reicht nicht hin, um den sauren Saft des umgebenden Parenchyms zu neutralisiren. Wenn man auf einem frischen Schnitt mit dem Messer hin und her schabt, so dass Bündelflüssigkeit und Zellsaft sich mischen, so ist dann das Gemenge noch immer stark sauer. —

Die Thatsache, dass saure und alkalische Flüssigkeiten, nur durch die äusserst dünnen Wände der Zellen getrennt, neben einander vorkommen können, wirft ein eigenthümliches Licht auf die Eigenschaften der Zellhäute<sup>1)</sup>. Diese Zellhäute sind offenbar diosmotisch, man weiss mit welcher grossen Kraft saure und alkalische Flüssigkeiten gegen einander diffundiren, und dennoch findet dies hier nicht statt. Dies weist darauf hin, dass die lebendigen Zellhäute Eigenschaften besitzen, für welche wir bisher keine Analogie kennen. Zu demselben Schluss führt das Vorkommen einzelner Gerbstoffzellen mitten

<sup>1)</sup> Dass es sich bei diesen hier besprochenen Erscheinungen nicht um die Zellstofflamelle, sondern um die protoplasmatische Auskleidung derselben handelt, wurde schon oben hervorgehoben und ist im Folgenden zu beachten. Zusatz 1892.



in einem Parenchym welches keinen Gerbstoff enthält, ebenso das Vorhandensein flüssiger Farbstoffe in einzelnen Zellen mitten in einem ungefärbten Gewebe.

Lässt man nun ein Stück Kürbis, von dessen Reaktionen man sich überzeugt hat, bei starker Kälte rasch gefrieren, und durchschneidet man dann das gefrorene Stück mit einem kalten Messer, legt man dann auf den frischen Schnitt ein warmes Reagenzpapier und drückt es mit dem Finger an, so erhält man keine blauen Punkte mehr, die alkalische Reaktion ist plötzlich verschwunden, nur die saure ist geblieben.

Diese merkwürdige Veränderung durch ein rasches Gefrieren und rasches Aufthauen brachte mich auf den Gedanken, dass die alkalische Flüssigkeit bei dem Aufthauen sich mit der überwiegend sauren Umgebung mengt und dass so die alkalische Reaktion verschwindet. Andere später zu beschreibende Erfahrungen hatten mich unterdessen belehrt, dass die Zellwände durch rasches Aufthauen permeabler werden und so fand ich mich zu der Ansicht gedrängt, dass die beiden Flüssigkeiten im Kürbis bei dem Aufthauen gegen einander diffundiren, dass demnach die Zellhäute, welche vorher die Fähigkeit besaßen, Monate lang zwei chemisch verschiedene Stoffe zu trennen, diese Fähigkeit plötzlich verloren hatten.

Diese Meinung wurde gleichzeitig durch ein anderes nicht minder merkwürdiges Phänomen hervorgerufen. Wenn man nämlich eine Scheibe aus einer dunkelrothen Rübe in kaltem Wasser abwäscht, um den Farbstoff der zerschnittenen Zellen zu entfernen und diese Scheiben sodann in Wasser von etwa 0° bis 10° R. legt, so wird selbst nach mehreren Tagen das Wasser kaum merklich gefärbt, es nimmt höchstens einen hellrothen Schein an. Lässt man nun dieselbe Scheibe gefrieren und bringt sie im gefrorenen Zustande in Wasser, welches die frühere Temperatur zwischen 0° und 10° R. hat, so thauen die äusseren Schichten der Scheibe schnell auf, und in dem Masse als dies geschieht, färbt sich das umgebende Wasser dunkelroth; bei längerem Liegen und öfterem Erneuern des Wassers lässt die Scheibe endlich allen Farbstoff austreten. Die frischen Zellwände halten also den Farbstoff zurück, die rasch aufgethauen dagegen lassen ihn frei gegen das Wasser diffundiren<sup>1)</sup>.

Ein Stück von einem welk gewordenen Kürbis wog 98,8 g; nachdem es eine Stunde in Wasser von 20° R. gelegen hatte, wog es 100,2 g, hatte also 1,4 g aufgenommen. Dieses Stück war an freier Luft binnen drei Stunden

<sup>1)</sup> Herr Prof. Weber, dem ich diese Beobachtung mitzutheilen die Ehre hatte, sagte mir, dass die Adern gefrorener Leichen den Farbstoff austreten lassen, es scheint also bei dem Erfrieren animalischer Häute etwas Aehnliches stattzufinden wie bei dem der vegetabilischen Zellwände, (wobei es sich im letzten Fall jedoch nicht um die Zellstofflamelle der Wand, sondern um ihre protoplasmatische Auskleidung handelt. Zusatz 1892.).

bei  $-5^{\circ}$  R. gefroren und wog in diesem Zustand 99,3 g, hatte also 0,9 g durch Verdunstung verloren; nachdem es in Wasser von  $20^{\circ}$  R. aufgethaut und eine halbe Stunde darin gelegen hatte, wog es 103,1 g. Demnach hatte es bei dem Aufthauen in Wasser binnen  $\frac{1}{2}$  Stunde 3,8 g aufgenommen, während es im frischen Zustande in  $\frac{1}{2}$  Stunde nur 0,7 g aufnahm. Die Geschwindigkeit womit das welke Stück Wasser aufnahm, hatte sich durch das rasche Aufthauen auf das Fünffache gesteigert. Es ist offenbar, dass dieses Faktum, dem ich unten noch mehrere andere anreihen werde, mit der oben ausgesprochenen Ansicht übereinstimmt, indem es beweist, dass die Permeabilität der Zellwände durch das Aufthauen erhöht wurde.

Nicht bloss der Ein- und Austritt von Flüssigkeiten findet durch erfrorene (d. h. schnell aufgethaute) Zellhäute rascher statt, sondern auch die Gase dringen in erfrorene Zellen mit grösserer Geschwindigkeit ein, wie folgende Beobachtungen zeigen.

Durchschneidet man eine Runkelrübe mit ungefärbtem Parenchym und lässt sie einige Zeit an der Luft liegen, so färben sich die Querschnitte sämtlicher Gefässbündel schwarz, jedoch nur an der Oberfläche; nimmt man dann eine dünne Scheibe ab, so sind die Gefässbündel daselbst noch ungefärbt. Es bedarf keiner Erörterung, dass diese Schwärzung eine Wirkung des Sauerstoffs der Luft ist.

Lässt man nun eine ganze Rübe gefrieren und durchschneidet sie dann, um sie in einem warmen Zimmer aufthauen zu lassen, so schwärzen sich die Gefässbündel viel schneller; nach 24 Stunden, wo bei der ersten die Schwärzung nur oberflächlich ist, ist bei der aufgethauten Rübe diese Veränderung durch die ganze Masse gedungen, das ganze Parenchym der Rübe ist schwarz geworden. Demnach muss hier der Sauerstoff der Luft sehr rasch eingedrungen sein.

Nur die Geschwindigkeit des Aufthauens bringt diese Veränderung in gefrorenen Geweben hervor.

Lässt man Stücke von Rüben und Kürbissen bei  $4^{\circ}$  bis  $6^{\circ}$  Kälte gefrieren, und bringt sie dann in eine Luft von  $2^{\circ}$  bis  $3^{\circ}$  über Null, so nehmen sie nach dem Aufthauen das Ansehen erfrorener Pflanzentheile an, das opake Aussehen ist verschwunden, die Stücke sind jetzt diaphan, es hat offenbar eine Infiltration der luftführenden Intercellularräume stattgefunden. Ganz dasselbe geschieht unter gleichen Bedingungen mit gefrorenen Blättern von Runkelrüben, Raps, Kohl, Phascolus und Faba. Noch entschiedener und rascher findet das Erfrieren (Tödtung) statt, wenn man die gefrorenen Theile in warmes Wasser wirft; selbst in Wasser von  $6^{\circ}$  bis  $10^{\circ}$  erfrieren die gefrorenen Theile noch<sup>1)</sup>. Legt man die Stücke aber in Wasser von  $0^{\circ}$

1) Gefrieren bedeutet Erstarrung (Eisbildung) durch den Frost; „Erfrieren“ bedeutet nach deutschem Sprachgebrauch Tödtung von Thieren und Pflanzen durch Kältewirkung; die Tödtung wird jedoch erst nach dem Aufthauen bemerkt. Zusatz 1892.

so überziehen sie sich sogleich mit einer immer dicker werdenden Eiskruste; steht das Wasser in einer Luft von  $0^{\circ}$  bis  $3^{\circ}$  R., so thaut dann zuerst das Eis und endlich das Gewebe langsam auf. Unter solchen Umständen behalten die genannten Blätter, selbst die so höchst empfindlichen Blätter des Tabaks ihre frische Farbe, ihre Opacität, ihre Straffheit, sie sind nicht infiltrirt. Dagegen ist bei diesem Verfahren das Erfrieren der Rüben- und Kürbisstücke kaum zu vermeiden, auch in Wasser von  $0^{\circ}$  wo sie binnen 12—24 Stunden erst aufthauen zeigen sie nachher alle Anzeichen des Erfrorenseins. Legt man sie dagegen vor dem Gefrieren in Wasser, lässt das Ganze zu einem einzigen Eisklumpen erstarren, und bringt diese Masse nun in eine Luft von  $4^{\circ}$  bis  $5^{\circ}$  R. so thaut sie langsam von aussen nach innen auf; hatte man z. B. ein Liter Wasser genommen, so dauert es 24 Stunden bis das Ganze aufgethaut ist. Alsdann aber schwimmen die Kürbis- und Rübenstücke völlig unversehrt in dem Wasser, sie haben ihre ganze Frische behalten, sind fest, elastisch, opak, lassen bei Druck kein Wasser fließen; Blätter der empfindlichsten Art, wie die von Phaseolus, Faba, Tabak überstehen die härtesten Kältegrade bei diesem Verfahren<sup>1)</sup>.

1) H. Hoffmann (Pflanzenklimatologie S. 321) hat ähnliche Versuche gemacht und ist zu einem entgegengesetzten Resultat gekommen. „Wollte man, sagt er, den Schluss ziehen, dass die rasche Temperaturerhöhung an und für sich allein die Ursache der erwähnten Vorgänge (der Bräunung der gefrorenen und bei 11—12 $^{\circ}$  aufgethauten Blätter) sei, so würde man sehr irren.“ Er schliesst dies daraus, dass gefrorene Blätter von Camphora, Aucuba, Viburnum Tinus, Camellia, Rosmarin u. a. in Wasser von 12 $^{\circ}$  gebracht nach 24 Stunden noch grün waren. Allein trotz der grossen Unempfindlichkeit dieser festen Blätter zweifle ich noch an der Erhaltung derselben, da Hoffmann nur die Farbe als Kriterium ihres Zustandes angiebt; die Blätter von Faba, Tabak und Phaseolus, welche gefroren in Wasser von 10—12 $^{\circ}$  R. eingetaucht werden, sind fast momentan getödtet; allein sie behalten ihre grüne Farbe im Wasser tagelang bei, ausserhalb desselben sind sie in einigen Minuten ihrer schönen Farbe beraubt. Auch Hoffmann giebt an, dass die aus dem Wasser hervorstehenden Theile sich schwärzten. Alle früheren Schriftsteller haben grosses Gewicht auf die Verfärbung erfrorener Blätter gelegt, und Hoffmann geht soweit, darin das Kriterium zur Beurtheilung ihres Zustandes zu sehen. Allein nach meinen Versuchen ist die Verfärbung ein sekundäres Phänomen, das einzige ganz allein und unter allen Umständen Entscheidende über die Frage, ob ein Pflanzentheil erfroren sei, ist die Infiltration der Intercellularräume. Wenn ein Blatt oder sonst ein Gewebetheil nach dem Aufthauen im durchfallenden Licht heller und homogen aussieht, auf schwarzem Hintergrunde dunkler erscheint, also durchsichtig geworden ist, dann ist dies das Zeichen, dass seine Intercellular-Räume sich mit Flüssigkeit gefüllt haben, infiltrirt sind. Bleibt ein solcher Theil an der Luft liegen, so tritt meist (nicht immer z. B. bei den Schnitten von Wasserrüben) eine Farbenänderung ein, ist er unter Wasser aufgethaut und dabei erfroren (getödtet), so tritt selbst bei den veränderlichsten Blättern keine Farbenänderung ein. Es ist wahrscheinlich, dass diese Verfärbung auf dem oben genannten raschen Eindringen der Luft in die permeabler gewordenen Gewebe beruht, was unter Wasser nur langsam geschieht.

Göppert (Wärme-Entwicklung in den Pfl. deren Gefrieren und Schutzmittel.



Durch die erhöhte Permeabilität der Zellwände, welche bei raschem Aufthauen eintritt, erklärt sich auch die Infiltration der Intercellularräume des Gewebes. Die Infiltration macht sich hinlänglich durch das veränderte Aussehen geltend, zunächst durch die homogene grüne Färbung, dann durch die Durchsichtigkeit. Ausserdem ist es nicht schwer, sich direkt davon zu überzeugen.

Wenn man nicht allzufeine Schnitte des Gewebes ohne Wasserzusatz auf den Objektträger bringt, so erkennt man die Luft in den Intercellular-

Breslau 1830 S. 231—232) kam ebenfalls durch seine Versuche zu einem, dem meinigen entgegengesetzten Resultat. Bei seiner grossen Bekanntschaft mit dem Aussehen erfrorener Pflanzen ist es nicht erlaubt, zu zweifeln, dass seine Beschreibung richtig ist. Indessen finde ich keine Angabe, dass er seine gefrorenen Pflanzentheile unmittelbar aus der kalten Luft in kaltes Wasser oder in Schnee brachte, und dieses ist bei den Blättern entscheidend. Ich habe im Anfang meiner Untersuchungen oft negative Resultate erhalten, weil ich das rasche Verderben der Blätter nicht kannte. Es genügt, ein gefrorenes Blatt von Faba, Phaseolus oder Tabak 5—10 Sekunden lang in eine Luft von 10—12° R. zu bringen, um es völlig zu tödten. Die blosse, leise Berührung mit dem Finger tödtet den berührten Theil fast momentan. Ich hatte im Dezember zwischen einem Doppelfenster eine grössere Zahl von Keimpflanzen von Faba stehen; in der Nacht vom 23. auf 24. gefror die Erde des Topfes sammt den Pflanzen; diese waren völlig spröde. Um mich von ihrem Zustande zu überzeugen, hatte ich bei einigen die Blätter, bei andern die Stengel angegriffen, ohne sie zu drücken. Darauf blieben die Pflanzen in dem kalten Raume sich selbst überlassen, das Thermometer stieg langsam bis zum 25. auf 0° (in der Erde des Topfes), als ich dann nach 8 Tagen zurückkehrte und die Pflanzen betrachtete, fand ich alle unberührten völlig gesund und weiter gewachsen, sie stehen noch jetzt an meinem Fenster, die berührten Stellen dagegen waren braun geworden, und die berührten Stengel, auf einer Seite gebräunt, hatten das Wachsthum der betreffenden Pflanzen aufgehalten. An gefrorenen Blättern in Töpfen stehender Bohnen erzeugte ich durch eine 1—2 Sekunden lange Berührung mit dem Finger erfrorene Flecke, während das Uebrige gesund blieb. Dies alles lässt jedoch keine Anwendung auf die Versuche mit Zwiebeln zu, welche Göppert machte. Ich habe diese Versuche nicht wiederholt und habe also kein Urtheil darüber; aber nach Analogie mit den viel empfindlicheren Kürbistücken zu schliessen, glaube ich, man würde auch Zwiebeln durch ein noch langsames Aufthauen vor dem Erfrieren schützen können. Um Blätter in kaltem Wasser aufthauen zu lassen, lege ich sie in einen Glascylinder, der in einer Kältemischung steht, welche während 12 Stunden immerfort unter —15° R. bleibt. Ein Thermometer, dessen Kugel von den Blättern umgeben ist, giebt die Temperatur an, bei welcher sie gefrieren: nachdem das Thermometer einige Stunden lang unter 0° gestanden, und die Blätter bei Berührung mit einem Glasstabe sich als erstarrt bekunden, bleibt der Cylinder noch in der Kältemischung stehen, wird aber mit kaltem Wasser gefüllt; jetzt erst wird er herausgenommen und in eine nicht allzuwarme Luft gestellt. Bei diesem Verfahren haben sich die empfindlichsten Blätter immer frisch erhalten. Indessen verhalten sich verschiedene Pflanzen gegen Kälte so verschieden, dass man auf Analogien nicht viel bauen darf, und unmöglich ist es nicht, dass Zwiebeln durch das Gefrieren an und für sich getödtet werden; es scheint, dass die Zellen in den erfrorenen Schuppen von *Allium cepa* sich lockern und durch leichten Druck von einander ablösen.



Räumen und den Spiralgefässen; lässt man nun den Schnitt auf dem Objektträger möglichst schnell gefrieren, indem man ihn in einen Cylinder bringt, welcher in einer möglichst kalten Mischung steht, so dass das Gefrieren in einigen Minuten stattfindet, und bringt man ihn dann in einem kalten Zimmer unter das Mikroskop, so erkennt man zwischen den gefrorenen Zellen noch die Lufträume. Dann beginnt ein langsames Thauen und man bemerkt wie sich ein Intercellular-Raum nach dem andern mit Flüssigkeit füllt; ebenso tritt die Luft aus den Gefässen hervor und der ganze Gewebtheil wird nun durchsichtiger, gewinnt ein Ansehen, als ob man ihn mit Kalilauge behandelt hätte.

Die früheren Beobachter scheinen das Infiltrations-Phänomen als eine einfache Farbenänderung betrachtet zu haben, ich finde wenigstens nirgend eine Andeutung, dass irgend Jemand die nach raschem Thauen eintretende Farbenänderung als eine Infiltration bezeichnet hätte.

Ausser der Infiltration der Lufträume und der damit verbundenen Aenderung der Durchsichtigkeit, erklären sich aus der erhöhten Permeabilität der Zellwände noch zwei andere Erscheinungen, welche nach dem raschen Aufthauen eintreten, nämlich die Zerfliesslichkeit und der Mangel an Turgor.

Eine frische durchschnittenene Rübe, Kartoffel, Kürbis oder Blätter kann man mit aller Kraft der Hände zusammendrücken, ohne mehr als ein Feuchtwasser der Schnittflächen zu erzielen; dieselben Stücke gefroren und dann rasch aufgethaut, lassen schon bei sehr geringem Druck Flüssigkeit in Masse auslaufen, und durch kräftiges Pressen mit den Händen ist es möglich die Flüssigkeit in dem Grade auszutreiben, dass man zuletzt nur eine lederartige, zähe, ziemlich trockene Masse übrig behält. Wenn Göppert nicht schon den Beweis geführt hätte, dass bei dem Erfrieren keine Zerreißung der Zellen stattfindet, wie die älteren Physiologen glaubten, so könnte man diesen Beweis durch das Auspressen der Kartoffeln liefern. Wenn die Zellen erfrorener Kartoffeln zerissen wären, so müsste der ausfliessende Saft eine grosse Menge Stärkekörner enthalten; es treten aber nur einzelne wenige derselben aus, offenbar in Folge der Risse, welche bei dem Zusammendrücken entstehen. Die erhöhte Permeabilität der Wände hindert sie, turgid zu sein. Ein erfrorenes, d. h. rasch aufgethautes Blatt ist weich, unelastisch wie ein nasser Lappen; wenn man es in Wasser legt, oder sogleich in Wasser aufthauen liess, so wird es dadurch nicht straff, nicht elastisch. Dieser Zustand ist keine Folge der Infiltration, sondern gleich dieser eine Folge der hohen Permeabilität der Zellwände. Wenn man frische Blätter unter der Luftpumpe oder durch langes Liegen unter Wasser infiltrirt, so behalten sie dabei ihre Turgescenz, ihre Straffheit und Elasticität bei, demnach kann die durch das rasche Aufthauen erzeugte Schlaffheit keine Folge der Infiltration sein. Dagegen erklärt sich der Mangel an Turgor leicht aus der erhöhten Durchgängigkeit der Zellhäute. Die Turgescenz frischer Gewebe beruht darauf, dass sie so-

viel Wasser aufnehmen als der höchsten Ausdehnung der Zellhäute entspricht. Die Aufnahme geschieht vermöge der endosmotischen Eigenschaften der Zellhäute und dauert so lange bis der durch Ueberfüllung erzeugte Druck den endosmotischen Kräften das Gleichgewicht hält. Die durch das eingedrungene Wasser gespannte Haut hat das Bestreben vermöge ihrer Elasticität sich zusammenzuziehen und übt ihrerseits auf die Inhaltsflüssigkeit einen entsprechenden Druck aus. Wird nun die Zellwand durch irgend eine Veränderung fähig, Wasser auf andere als diosmotische Weise austreten zu lassen, so wird vermöge ihrer Zusammenziehung ein Theil des Wassers herausgepresst; dabei fällt sie zusammen und die durch den gegenseitigen Druck der Zellen erzeugte Steifheit geht verloren. Ist die Zellhaut einmal fähig geworden, Wasser austreten zu lassen bloss durch Druck, so ist sie auch nicht mehr fähig turgid zu sein. Angenommen eine solche Zelle liege in Wasser, so wird sie allerdings solches durch Endosmose aufnehmen, aber sobald sich die innere Flüssigkeit vermehrt, übt sie einen Druck auf die Zellwand und da diese jetzt nicht mehr im Stande ist, diesem Drucke zu widerstehen, so tritt ein Theil der Flüssigkeit aus. Die Turgescenz beruht auf der ausserordentlich geringen Filtrationsfähigkeit, bei grossem endosmotischen Vermögen; tritt Filtrationsfähigkeit ein, so wird der Turgor unmöglich.

Denken wir uns nun einen Gewebetheil im Zustande höchster Turgescenz, z. B. eine Scheibe aus einer Rübe, welche tagelang in kaltem Wasser gelegen hat; dann üben sämmtliche Zellinhalte auf ihre Wände einen gewissen Druck aus, die gespannten Häute streben, sich zusammenzuziehen. Nun denken wir uns diese Scheibe gefroren und in warmes Wasser gelegt; sie erfriert hier, wird getödtet, die Zellwände werden filtrationsfähig, jede Zellwand übt auf ihre Inhaltsflüssigkeit einen Druck und diese sucht zu entweichen, sie entweicht in der That und mengt sich mit dem die Scheibe umgebenden Wasser; das Resultat ist nun, dass die ganze Scheibe innerhalb des Wassers leichter wird. Bei der Beschreibung der unten folgenden Diffusionsversuche werden zahlreiche Angaben diese Ausstossung der Zellinhalte nach dem Aufthauen beweisen.

Da die Zellhäute durch das Aufthauen permeabler werden, so war zu vermuthen, dass auch die endosmotischen Eigenschaften derselben sich ändern; dies ist in der That in einem überraschenden Grade der Fall.

Ich wollte anfangs dünne Scheiben als Häute auf Endosmometer spannen, allein es erwies sich dies in jeder Hinsicht als unthunlich und ich entschloss mich daher die Veränderungen der Gewebmassen selbst zu untersuchen.

Grosse Scheiben wurden in Bezug auf ihre Gewichtsänderungen untersucht, die sie in verschiedenen Flüssigkeiten vor und nach dem Gefrieren erleiden; der grösste Fehler, an welchem diese Methode leidet, besteht in dem Abtroeknen der erfrorenen Stücke, da diese so leicht bei geringem

Drucke Flüssigkeit austreten lassen; jedoch habe ich diesen Uebelstand dadurch ausser Kraft zu setzen gesucht, dass ich sehr grosse Gewichtsveränderungen herbeizuführen suchte. Die Fehler, welche aus dem Abtrocknen der erfrorenen Stücke entstehen liegen in den Decigrammen, bei den frischen in den Centigrammen; die Aenderungen selbst betragen bei den als gültig betrachteten Versuchen immer mehrere Gramme. Die Scheiben wurden auf Filtrirpapier gelegt und allseitig mit Stücken desselben so lange betupft, bis diese (immer erneuert) nicht mehr nass wurden. Ich lasse im Folgenden die ersten mangelhaften Versuche, welche ich anstellte, weg und führe die anderen in einer Ordnung auf, welche mir für die Deutlichkeit geeignet scheint, sie sind aber in anderer Ordnung angestellt worden.

### Versuch I.

Aus einer frischen rothen Runkelrübe wurden zwei möglichst<sup>1)</sup> gleiche Querscheiben genommen, jede 1 em dick; am Umfang blieb die Rinde. Um sie in einen Zustand hoher Turgeseenz zu bringen, und um diejenigen Stoffe, welche durch kaltes Wasser ausziehbar sind, möglichst zu entfernen, blieben die Scheiben fünf Tage lang in Wasser von nahe 0° liegen; das Wasser-Quantum von fünf Liter wurde mehrmals erneuert. Das Gewicht der beiden Scheiben stimmte in diesem Zustande bis auf einige Decigramme überein. No. I wurde über Naecht vor das Fenster gelegt, wo es bei —6° R. durch und durch gefror; No. II blieb unterdessen in dem Wasser. Am Morgen wurde No. I, welches auf der Unterseite eine Krystallkruste hatte, von dieser mit einem warmen Handtuch befreit, No. II abgetrocknet.

No. I (gefroren) wog 85,4 g.

No. II. (frisch) „ 90,3 „

Der Verlust von beinahe 5 Gramm bei I kommt auf Rechnung der Verdunstung und der abgesehmolzenen Krystalle.

Dann wurden beide in Wasser von 24° R. eine Stunde lang liegen gelassen, abgetrocknet und gewogen.

No. I (aufgethaut) wog 82,6 g.

No. II (frisch) „ 90,2 „

No. 1 hatte also nach dem Aufthauen unter Wasser 2,8 g verloren; dieses Quantum war durch die Zellhäute herausgepresst worden. Da nun No. I frisch über 90 g wog so hatte sich die Wasserkapazität um mehr als 7 g vermindert. No. II hatte sein Gewicht nicht merklich verändert bei dem Liegen im warmen Wasser, demnach kann auch bei No. I der Gewichtsverlust nicht auf Reehnung der Temperaturerhöhung kommen. Das Wasser,

<sup>1)</sup> Es musste hier immer neben der Uebereinstimmung des Gewichts auf möglichste Gleichheit der Oberflächen gesehen werden, beides ist nur unvollständig zu erzielen.



in welchem die gefrorene Scheibe aufthaute, wurde dunkelroth, das der frischen blieb beinahe ungefärbt.

Hierauf wurden beide in eine Lösung von 10 g NaCl in 100 cem Wasser (7° R.) gelegt, beide in dasselbe Gefäß, welches 1 l der Lösung enthielt. Nach dreistündigem Liegen wurden sie abgetrocknet gewogen.

No. I (erfroren) wog 79,5 g.

No. II (frisch) „ 84,7 „

Es war natürlich Salz aufgenommen und Wasser abgegeben worden. Um beides zu bestimmen, wurden die Scheiben in möglichst kleine Stücke zerschnitten, diese abwechselnd mit warmem und kaltem Wasser ausgelaugt, bis das Wasser keine Spur Cl mehr enthielt.

No. I gab 1044 cem Auszug.

No. II „ 900 cem „

Ausser dem aufgenommenen NaCl enthielt dieser Auszug noch eine kleine Quantität von Chloriden, welche in den Rüben vorkommen, indessen ist ihre Menge so gering, dass bei den angegebenen Fehlerquellen keine Rücksicht auf sie genommen zu werden braucht, um so mehr, da beide Scheiben gleich viel enthalten mussten.

Von jedem Auszug wurden nun 200 cem in einer Porzellanschale eingengt und dann in Platinschalen zur Trockene abgedampft, sodann bei leichter Rothgluth verkohlt um die geringe Menge organischer Substanz zu zerstören. Das verkohlte Extrakt wurde mit viel heissem Wasser ausgezogen; das Filtrat mit  $\text{HNO}_3$  angesäuert, erwärmt, mit  $\text{AgNO}_3$  im Ueberschuss versetzt; das gefällte  $\text{AgCl}$  in gewogenen Filtern bei 100° getrocknet.

200 cem von No. I gab 1,190  $\text{AgCl}$  = 0,2937 Cl = 0,4862 NaCl.

200 cem „ No. II „ 0,590 „ = 0,1457 „ = 0,2409 „

Demnach hatte aufgenommen:

Scheibe No. I 2,537 g NaCl.

„ No. II 1,084 „ „

No. I wog vor dem Einlegen in die NaCl-Lösung 82,6 g, es hätte nach dem Herausnehmen also  $82,6 + 2,537 = 85,137$  g wiegen müssen, wenn kein Wasser ausgetreten wäre; es wog aber nur 79,5 g, demnach mussten  $85,137 - 79,5 = 5,637$  g Wasser ausgetreten sein.

Es waren also für 2,537 g NaCl, welche eintraten,

5,637 „  $\text{H}_2\text{O}$  ausgetreten.

Demnach war der Wasserstrom bei der Diffusion 2,2 mal stärker, als der Salzstrom.

No. II wog vor dem Einlegen in die Lösung 90,2 g; da es 1,084 g NaCl aufnahm, so hätte es nachher 91,284 g wiegen müssen, wenn nichts ausgetreten wäre, es wog aber nur 84,7 g, demnach mussten  $91,284 - 84,7 = 6,584$  g Wasser ausgetreten sein.



Es waren also für 1,084 NaCl, welche eintraten,  
5,584 Wasser ausgetreten.

Demnach war der Wasserstrom 6,07 mal stärker als der Salzstrom. Die Salzlösung hatte dem gefrorenen Stücke nur 5,6, dem frischen 6,5 g Wasser entzogen; dagegen waren in das erfrorene 2,5 g Salz, in das frische nur 1,08 g Salz eingetreten.

Es hatten sich also sowohl die absoluten Geschwindigkeiten als auch das Verhältniss der Diffusionsströme geändert.

### Versuch II.

Auf ganz dieselbe Art wurden zwei Querscheiben einer Wasserrübe behandelt; ich führe nur die wesentlichen Zahlen an:

No. I (gefroren) wog 75,0 g.

No. II (frisch) „ 78,9 „

Nach einer Stunde in Wasser von 24° R. wog

No. I (erfroren) 70,8 g.

No. II (frisch) 78,9 „

No. I hatte also bei dem Aufthauen 4,2 g Wasser ausgestossen.

Nach dreistündigem Liegen in ein Litre NaCl-Lösung (1 : 10)

wog No. I (erfroren) 70,1 g

No. II (frisch) 69,3 „

Das aufgenommene NaCl betrug bei

No. I (erfroren) 2,973 g.

No. II (frisch) 0,3005 „

Das dafür ausgetretene Wasser betrug bei

No. I (erfroren) 3,673 g.

No. II (frisch) 9,005 „

Der Wasserstrom war bei

No. I (erfroren) 1,23 mal so stark,

No. II (frisch) 32,94 mal so stark als der Salzstrom.

### Versuch III.

Eine Querscheibe aus rother Runkelrübe war gefroren rasch augethaut und hatte dann in Wasser von nahe 0° R. 24 Stunden lang gelegen. Um sie auf die Temperatur der anzuwendenden Salzlösung zu erwärmen, lag sie dann noch 1/2 Stunde in Wasser von 30° R.; sie wog dann 79,8 g.

Nachdem die Scheibe 24 Stunden lang in einer bei 30° gesättigten NaCl-Lösung gelegen hatte, wog sie

81,9 g.

Sie hatte während dieser Zeit aufgenommen

9,534 NaCl

und 7,434 Wasser abgegeben.

Bei der Natur dieser Untersuchung kommt es nicht auf streng richtige Zahlen an, und ich halte es für völlig unmöglich, solche zu erhalten; es genügt aber zu zeigen, dass die erfrorenen Zellwände sich bei der Diffusion anders verhalten als die frischen, dass zumal die endosmotischen Aequivalente kleiner werden. Und selbst wenn die Beobachtungsfehler noch grösser wären, als sie meiner Ueberzeugung nach sind, so würden doch die gemachten Versuche diese Forderung bestätigen. Die Thatsache allein, dass bei dem Liegen in Salzlösungen die erfrorenen Schnitte schwerer werden, während die frischen an Gewicht verlieren, wobei die angegebenen Beobachtungsfehler ihre Bedeutung verlieren, beweist einerseits den enormen Unterschied in der Diffusion erfrorener und frischer Häute und zeigt, dass bei den erfrorenen Schnitten mehr Salz eindringt, als Wasser herausgeht. Der folgende Versuch bestätigt dies.

#### Versuch IV.

Zwei Querscheiben einer weissen Runkelrübe, etwas abgewelkt, wogen

No. I. (gefroren) 44,8 g. No. II. (frisch) 45,0 g.

Beide in eine Lösung von  $\text{KNO}_3$  gelegt, welche bei  $5^0$  gesättigt, und bis  $20^0$  erwärmt war; nach 16 Stunden wog

No. I. (erfroren) 55,2 g. No. II (frisch) 42,8 g.

Bei dem erfrorenen Stück überwog also die eingedrungene Salzlösung, bei dem frischen überwog dagegen das ausgetretene Wasser. Das erfrorene hatte durch das aufgenommene Quantum sein Volum bedeutend vergrössert, das frische dagegen durch den Verlust an Flüssigkeit ein sehr welkes Aussehen angenommen.

#### Versuch V.

Zwei Querscheiben derselben Runkelrübe (roth) 24 Stunden in kaltem Wasser, dann eine Stunde in Wasser von  $20^0$  wogen

No. I (frisch) 111,8 g. No. II (frisch) 111,9 g.

No. I zum Gefrieren hinausgelegt, dann beide in Wasser von  $20^0$  und nach  $\frac{1}{2}$  Stunde gewogen:

No. I (erfroren) 10,99 g. No. II (frisch) 111,8 g.

Nach 16stündigem Liegen in Wasser von  $2,5^0$  R. wog

No. I (erfroren) 108,7 g. No. II (frisch) 113,9 g.

Während das erfrorene über ein Gramm Wasser ausstieß, nahm das frische im kalten Wasser 2 g auf (diese letztere Erscheinung gehört nicht zu dem gegenwärtigen Thema, ich werde sie in einer folgenden Abhandlung genauer besprechen).

Dann lagen beide Stücke  $\frac{3}{4}$  Stunden lang in Wasser von  $50^0$  R.; es wog

No. I (erfroren) 105,0 g. No. II (frisch) 105,3 g.

Beide Stücke  $\frac{1}{2}$  Stunde lang in Wasser von  $2^{\circ}$  R. gelegt wogen dann  
No. I (erfroren) 105,5 g. No. II (frisch) 106,5 g.

Nun wurden beide Stücke in eine gesättigte Lösung von NaCl bei  
 $30^{\circ}$  R. 3 Stunden lang liegen gelassen; sie wogen dann

No. I (erfroren) 109,3 g. No. II (frisch) 103,0 g.

Es hatte also wieder bei dem erfrorenen Stück das Eindringen, bei dem frischen das Austreten überwogen.

Der folgende Versuch mag noch einen weiteren Beleg dazu liefern, dass turgescente Gewebe, wenn sie rasch aufgethaut sind, Wasser austossen.

### Versuch VI.

Eine Rübenscheibe wog nachdem sie 48 Stunden in Wasser von  $1^{\circ}$  R. gelegen hatte 92,4 g; binnen fünf Stunden gefror sie im Freien und wog dann 89,2 g; hatte also durch Verdunstung 3,2 g verloren; in warmes Wasser getaucht und dann in Wasser von  $1^{\circ}$  R. gelegt wog sie nach einer Stunde 81,5 g, hatte also innerhalb des Wassers beinahe 8 g ausgestossen; nach weiteren 17 Stunden hatte sie unter Wasser nochmals 2,5 g verloren.

Die Ausstossung von Flüssigkeit nach dem Aufthauen lässt sich nur durch die Kontraktion der filtrationsfähig gewordenen Wände erklären, durch dieselbe Veränderung, welche die Infiltration der Lufträume bestimmt.

Um die erhöhte Permeabilität erfrorener Gewebe anschaulich zu machen, braucht man nur zwei gleichdicke Scheiben einer weissen Rübe, von denen die eine erfroren ist, in eine Auflösung von Purpurschwefelsäure zu legen. Nach 24 Stunden findet man auf einem Durchschnitt, dass die Färbung in den frischen Schnitt kaum 1 mm tief eingedrungen ist, dagegen 4—5 mm tief in den erfrorenen.

Wie sich nun auf Grundlage der erhöhten Permeabilität der Zellwände die Phänomene des Erfrierens an einander anschliessen, will ich in folgenden Sätzen darzustellen versuchen.

1. Wenn ein gefrorenes Gewebe langsam aufthaut, so erleidet es keine Veränderung; die hierzu nöthige Dauer des Aufthauens ist je nach den Pflanzen sehr verschieden.
2. Wenn ein gefrorenes Gewebe zu rasch aufthaut, so erleiden die Zellwände desselben eine sehr wesentliche Veränderung, sie werden filtrationsfähig<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Es wurde schon in einer vorausgehenden Anmerkung gesagt, dass die fragliche Veränderung, wie Nägeli gezeigt, nicht die Zellstofflamelle der Wand, sondern ihre Protoplasmaauskleidung betrifft. Zusatz 1892.

3. Die nächste immer eintretende Folge dieser Veränderung ist die Infiltration der Interecellularräume mit Flüssigkeit.
4. Die Filtrationsfähigkeit der Zellwände gestattet den Inhaltsflüssigkeiten bei geringem Druck ein Austreten.
5. Das leichte Austreten der Flüssigkeit, welches zu dem allgemeinen Irrthum führte, dass erfrorene Gewebe wasserreicher seien, bewirkt eine starke Gewichtsabnahme des Gewebes, wenn es unter Wasser liegt.
6. Die Fähigkeit erfrorener Zellwände, das Wasser bei sehr geringem Drucke durchfiltriren zu lassen, macht es unmöglich, dass erfrorene Gewebe selbst unter Wasser turgid werden, sie sind immer schlaff.
7. Die Permeabilität der Zellwände erlaubt den verschiedenen Inhaltsstoffen sich zu mengen und so werden chemische Prozesse herbeigeführt, welche eine Zersetzung der Gewebsstoffe erzeugen können.
8. Wenn rasch aufgethaute Gewebe mit der Luft in Berührung bleiben, so dringt diese in die Flüssigkeiten ein und es beginnt eine rasche Zersetzung, welche meist mit Farbenveränderung verbunden ist; unter Wasser geschieht dieses langsamer.
9. Die erhöhte Permeabilität erfrorener Zellwände bedingt eine rasche Verdunstung der Flüssigkeiten, da die Häute ihre zurückhaltende Kraft verloren haben.

Durch diese Sätze sind die Erscheinungen des Erfrierens noch nicht erschöpft. Es ist möglich dass unter Umständen die Kälte an sich eine Zerstörung herbeiführt, welche tödtlich werden kann. Ich möchte dreierlei Arten des Kälte-Todes unterscheiden 1. Tödtung durch niedere Temperaturen über Null, herbeigeführt durch Sistirung der Saftbewegung; 2. Tödtung durch rasches Aufthauen gefrorener Gewebe; 3. Tödtung durch Beschädigungen im Momente des Erstarrens selbst.

In Bezug auf die Aenderung der Zellwände durch das rasche Aufthauen ist mir nur eine einzige Notiz bekannt, sie findet sich bei Göppert (Wärmeentwicklung in d. Pflanz. S. 25); er sagt: „Die Zellen sind unverletzt, die Wände derselben nicht zerrissen, sondern nur etwas erschlafft.“ Ich weiss nicht, ob Göppert unter dem Ausdruck „erschlafft“ etwas Aehnliches verstand, wie ich ihn hier gebraucht habe; jedenfalls hat er im Laufe seiner Untersuchungen kein besonderes Gewicht darauf gelegt. Göppert spricht seine Ansicht über das Erfrieren folgendermassen aus (S. 44). „Dass die Kälte zunächst das Leben vernichtet und unmittelbar nach dem erfolgten Tode als nächste Wirkung desselben Veränderungen und Zersetzungen der vegetabilischen Substanz entstehen, die rücksichtlich ihres Ursprungs und der Qualität der neugebildeten Mischungsverhältnisse die grösste Aehnlichkeit mit den durch Gährungsprozess hervorgerufenen Produktionen besitzen“; er fügt jedoch bei, dass diese Sätze einstweilen als hypothetisch anzusehen sind.



Meine Ansicht von dem Erfrieren im gewöhnlichen Sinne des Worts unterscheidet sich also von der Göppert's dadurch, dass er den ersten Moment der Tödtung in das Gefrieren selbst verlegt, ich dagegen das Gefrieren als unschädlich betrachte und nur in der Art und Weise des Aufthauens die Ursache des Todes finde. Das Gefrieren ist also für mich nur insofern die Bedingung des Erfrierens, als es ein Aufthauen nach sich zieht (vergl. jedoch oben sub. 3).

Von neueren Erklärungsversuchen über den Hergang des Erfrierens ist mir nur H. Hoffmann's schon citirte Skizze bekannt (Pflanzenklimatologie S. 322—327). Kurz zusammengefasst lautet seine Ansicht so: „Bei dem Erstarren der Zellflüssigkeiten stossen diese einen Theil ihrer absorbirten Luft aus, welche neben dem Eiskörper innerhalb der Zellhaut bleibt“; nach dem Aufthauen der Flüssigkeit werde diese Luft nicht sogleich wieder absorbirt, sie wirke „alsbald zersetzend auf das Blattgrün (!) sie tödtet das Blatt“. Da diese auf bekannte physikalische Erscheinungen basirte Hypothese einen Schein von Wahrheit zulässt, so versuchte ich diejenige Prüfung derselben, welche mir die einzig entscheidende zu sein scheint. Es kommt darauf an die Luft zu entfernen, welche sich bei dem Gefrieren der Zellenflüssigkeiten absondert, um sie unschädlich zu machen. Ich brachte Blätter von Raps, Rüben, Kohl, Bohnen, Tabak in einen kleinen Recipienten, der mit der Luftpumpe durch ein beugsames Röhrensystem verbunden war. Der Recipient wurde bis auf 5 Linien Quecksilberdruck entleert und in diesem Zustande in eine Kältemischung gestellt. Während die Blätter sich abkühlten und endlich gefroren, wurde das Vakuum beständig auf 3 Linien erhalten. Bekanntlich können ganze Pflanzen nicht nur Stunden, sondern Tage lang im luftleeren Raume ohne sichtbaren Schaden zu leiden zubringen; demnach konnten auch in diesem Falle die Blätter durch das Auspumpen nicht getödtet werden, besonders da es nur eine halbe Stunde dauerte, und selbst wenn es ihnen schadet so würde doch der Effekt nicht mit dem des Erfrierens übereinstimmen.

Die in den Zwischenräumen und den Zellflüssigkeiten enthaltene Luft musste bei meinem Versuch offenbar schon vor dem Gefrieren zum grossen Theil entwichen sein, und wenn während des Gefrierens in der That eine Ausstossung von Luft stattfindet, so musste diese eben ausgeschiedene Luft durch die Zellhäute hindurch diffundiren, und in das Vakuum eintreten; es konnte also bei dem folgenden Aufthauen der von Hoffmann vermuthete Effekt nicht eintreten.

Nachdem die Blätter sichtlich erstarrt waren, nahm ich den Recipienten aus der Mischung und stellte ihn in die 10—12° warme Zimmerluft; während des Aufthauens, was nicht einmal sehr rasch erfolgte, wurde das Vakuum sorgfältig auf seinem früheren Stande erhalten. Als das Aufthauen vollendet war hatten die noch immer im luftleeren Raume befindlichen Blätter alle Kennzeichen der erfrorenen, sie waren bei der Bewegung des Recipienten

schlaff, durchsichtig, infiltrirt; endlich wurde Luft eingelassen, die Blätter erwiesen sich bei der näheren Besichtigung als vollständig erfroren und änderten in Kurzem ihre Farbe.

Ich glaube, dass Hoffmann's Vermuthung durch dieses Experiment widerlegt wird. Einen direkten Beweis für seine Ansicht führt Hoffmann nicht an, die Analogien aus denen er sie herleitet, würden sich auch mit anderen Hypothesen in Uebereinstimmung bringen lassen; ich lasse daher die Sache auf sich beruhen.

### N a c h t r a g.

Ich habe es versucht, die von Le Conte und v. Mohl beschriebenen Eis-Krystalle, welche aus feuchtem Boden emporwachsen, entstehen zu lassen, und ein nicht ganz ungenügendes Resultat erhalten.

Buchenerde (schwarzer Mulm aus dem Inneren ausgefaulter Stöcke) wurde in ein mit Abfluss versehenes Gefäss, von ungefähr einem Liter Raum, ziemlich fest mit der Hand eingedrückt und dann mit kaltem Wasser gesättigt; nachdem das überflüssige Wasser unten abgelaufen war, wurde das eiserne Gefäss mit seinem gut, doch nicht luftdicht passenden Deckel verschlossen; es blieb ungefähr ein Zoll Raum zwischen der Oberfläche des Humus und dem Deckel. Am 7. Februar Abends wurde das Gefäss in's Freie gestellt. Die Temperatur war bei plötzlich erheitertem Himmel etwas unter Null gesunken, und gegen Morgen stand das Quecksilber auf 2° R. Als ich am Morgen den Deckel abnahm fand sich die Erde ziemlich fest gefroren; auf der Oberfläche, die nicht sehr eben war, fand sich ein Ueberzug von Eiskrystallen, welcher mit den Beschreibungen Le Conte's und v. Mohl's recht wohl übereinstimmte, nur waren die Gebilde bei Weitem kleiner. Die dicksten Krystalle waren kaum 1 mm dick, dagegen viele 3—4 mm lang, meist viele neben einander zu kompakten Massen vereinigt; sie standen auf der jedesmaligen Unterlage senkrecht, an den Rändern einer Spalte in dem Boden horizontal; manche waren stark gekrümmt, besonders die ganz einzeln stehenden. Sie bestanden aus einem ganz klaren, wie es schien, von Luftblasen freien Eise. Da die Lufttemperatur nicht niedrig genug war, so gelang es mir nicht, eine mikroskopische Untersuchung zu machen; die Anwendung einer starken Lupe ist wegen der Annäherung des Gesichts an die kleinen, so leicht schmelzenden Massen unthunlich. Ich glaube, wenn das Quantum der Erde grösser und in einem irdenen, schlecht leitenden Gefäss gewesen wäre, so hätten die Krystalle grössere Dimensionen erreicht.

Der stark verweste Buchenhumus zeigt bei dem Aufthauen eine Erscheinung, welche den erfrorenen Zellgeweben eigen ist. Wenn man einen grossen Trichter damit anfüllt, dann die Erde öfter mit Wasser begiesst und

endlich vollständig abtropfen lässt, so dass nach mehreren Stunden kein Tropfen mehr fällt, wenn man dann den Trichter über Nacht in's Freie stellt, so dass der feuchte Boden gefriert, und man bringt nun den Trichter in ein Zimmer, wo der Humus langsam aufthaut, so beginnt bei dem Aufthauen abermals ein Ablaufen von Wasser und hält so lange an als das Thauen. Ich habe den Versuch öfter mit demselben Erfolg wiederholt. Statt des Trichters wandte ich zuletzt ein Gefäss aus Eisenblech an; es besteht aus einem etwa 4 Zoll hohen und ebenso breiten Cylinder, der sich unten trichterförmig schliesst und eine kleine Oeffnung lässt; oben ist der Cylinder durch einen gut passenden Deckel geschlossen. Humus (ungefähr 400 cem festgedrückt) der seit 24 Stunden nicht mehr getropft hatte, fing bei dem Aufthauen von Neuem zu tropfen an, und lieferte binnen 6 Stunden ungefähr 30 cem Wasser; dieses Wasser wieder oben aufgegosson wird nicht zurückgehalten, es läuft rasch durch. Es tritt also in dem Humus bei dem Aufthauen eine Verminderung der Wasserkapacität ein, er kann nicht mehr soviel Wasser enthalten, als vor dem Gefrieren. Ich habe mich überzeugt, dass diese Aenderung nicht etwa mit der Temperatur des Wassers zusammenhängt. Gleich bei den ersten beiden Versuehen nahm ich Erde, welche im Keller die Temperatur  $0,5^{\circ}$  R. angenommen hatte und übergoss sie so lange auf dem Trichter mit Wasser von  $0^{\circ}$  bis das Thermometer, dessen Kugel mitten in der Erde steckte, ebenfalls  $0^{\circ}$  zeigte. Während des Abtropfens hielt sich die Temperatur nahe bei  $0^{\circ}$ . Demnach hatte das vor dem Gefrieren absorbirte und festgehaltene Wasser die Temperatur des bei dem Aufthauen auslaufenden.

Das ebenbeschriebene Gefäss wurde mit Filtrirpapier (in kleine Stücke zerrissen) angefüllt und dieses mit Wasser von  $0^{\circ}$  gesättigt. Nachdem das Abtropfen aufgehört hatte, liess ich das imbibirte Papier über Nacht gefrieren; am Morgen zeigten sich auf der Oberfläche der Papierstücke Krystalle, ziemlich dick und kurz, meist Krusten bildend, jedoch ohne die zierliche Form der Bodenkryrstalle oder derer auf den Kürbisstücken; als das Papier in dem Gefäss zu thauen anfang, begann unten Wasser auszulaufen und es tropfte so lange als das Thauen anhielt.

Sowie also gefrorene saftige Pflanzentheile bei dem Aufthauen Wasser ausstossen, so thun dies auch imbibirte Körper vegetabilischen Ursprungs.

Ich glaube, das bekannte merkwürdige Verhalten des erfrorenen Stärkekleisters lässt sich unter demselben Gesichtspunkt auffassen. Wenn man Stärkekleister von beliebiger Konsistenz hart gefrieren und dann langsam oder rasch aufthauen lässt, so verliert er dabei seinen kleisterigen Zustand. Der aufgethaute Kleister bildet eine feste, elastische, zähe zusammenhängende Masse von porösem Gefüge; er lässt sich zwischen den Händen zerreiben; drückt man ihn, so quillt aus den Poren klares Wasser hervor. Der aufgethaute



Stärkekleister hält also weniger Wasser fest als der frische, gekochte. Bei dem Erfrieren scheinen die Stärketheilehen sich fester an einander zu hängen und dabei einen Theil ihres adhärenenden Wassers fahren zu lassen.

Es ist nicht ganz unwahrseheinlich, dass in den Zellwänden erfrorener Pflanzentheile etwas Aehnliches stattfindet, wie bei dem Stärkekleister<sup>1)</sup>.

Es scheint, dass nur Zellwände von bestimmter Konstitution fähig sind, zu erfrieren, d. h. durch zu rasches Aufthauen permeabler, filtrationsfähig zu werden. Die sehr jugendlichen Gewebe scheinen des Erfrierens unfähig zu sein; ob die Moose, Flechten und Algen erfrieren können, ist mir unbekannt und scheint noeh niemals untersucht worden zu sein<sup>2)</sup>.

Das Erfrieren der zarten, noch lebeusthätigen Wurzeln scheint denselben Bedingungen zu unterliegen, wie das der Stengel und Blätter. Naeh dem lang anhaltenden Barfrost des Novembers 1859 trat plötzlich warmer Sonnenschein ein; die Erde in den Tharandter Thälern war überall tief gefroren; an den besonnten Stellen thaute sie in einigen Stunden soweit auf, dass ich verschiedene Wurzelstöcke von Wald- und Wiesenpflanzen ausgraben konnte; ich fand zahlreiche junge Wurzeln, welche erst unmittelbar vor dem Frost entstanden sein konnten; sie waren viele Tage hindureh gefroren gewesen und doeh jetzt nach dem Aufthauen so frisch, als ob sie in der besten Vegetation begriffen wären. Offenbar wirkt hier der umgebende Boden als schlechter Wärmeleiter sehützend gegen zu rasches Aufthauen. Die Wurzeln des Raps werden durch rasches Aufthauen ebenso getödtet, wie die grünen Theile. Winterraps (mit 4—5 grossen Blättern) stand in mit Erde gefüllten Glasgefässen, an deren Wänden Wurzeln herabliefen. Als die Erde gefroren war und dann im geheizten Zimmer aufthaute, gingen die Wurzeln ein, sie schrumpften zusammen.

Das Gefrieren und Aufthauen unter Wasser scheint jugendliche dünne Wurzeln nicht so zu sehützen wie die Umgebung des Bodens. Eine junge Pflanze von *Vicia Faba* hatte ihr Wurzelsystem in Wasser vollständig entwickelt. Das Gefäss wurde solange in eine Kältemischung gestellt, bis die untere Hälfte des Wassers sammt den hineinragenden Wurzeln gefroren war. Binnen 24 Stunden thaute das Eis auf; sämmtliche Wurzeln waren, soweit sie im Eis gesteckt hatten, infiltrirt, durchsichtig, schlaff; naeh einigen Tagen wurden sie braun; die oberen Theile derselben Wurzeln, welehe nicht ge-

---

1) Im Original folgt hier eine theoretische Erörterung, die ich jedoch nicht für hinreichend gestützt halte. Zusatz 1892.

2) Dass die meisten Moose und Flechten nicht erfrieren (durch Kälte nicht getödtet werden), zeigt ihre Lebensweise; viele Algen können mit dem Wasser zusammen gefrieren, ohne nach dem Aufthauen getödtet zu sein; manche Florideen entlassen bei Letzterem ihre Schwärmsporen. Zusatz 1892.



froren waren, behielten ihre Frische und die Pflanze ist seitdem, ohne eine einzige Wurzelspitze zu besitzen normal weiter gewachsen<sup>1)</sup>.

Die Wurzeln von *Myosotis palustris* sind viel empfindlicher als die Stengel und Blätter. Eine Anzahl bewurzelter Stengel dieser Pflanze nahm ich im Dezember aus einem Bach, wo sie unter Wasser standen und ganz frisch aussahen. In einem grossen Glase unter Wasser getaucht, wuchsen sie im Zimmer weiter und entwickelten nebst neuen Blättern viele Nebenzwurzeln. Einmal gefror das ganze Wasser und thaute dann ziemlich rasch bei direktem Sonnenlicht auf; sämtliche Wurzeln waren getödtet und wurden später schwarz, die Stiele und Blätter waren dagegen völlig erhalten und bald kamen neue Wurzeln zum Vorschein.

Ich glaube, dass in diesen beiden Fällen die Wurzeln obgleich sie von dickem Eis umgeben waren zu rasch aufgethaut sind und darum zu Grunde gingen; denn in beiden Fällen gingen Licht- und Wärmestrahlen durch das Eis hindurch und mussten die gefrorenen Wurzeln rasch erwärmen und zum Thauen bringen, während das umgebende Eis durch die geleitete Wärme nur langsam aufthaute.

Das Erfrieren bei Temperaturen über Null scheint je nach den Pflanzenarten und den äusseren Umständen verschiedene Ursachen zu haben.

Cl. Bierkander (Bemerkungen über einige Gewächse und Bäume, die bei grösserer oder geringerer Kälte um Abo beschädigt oder getödtet werden; königl. Schwedische Abhandl. für d. J. 1778; bei Göppert Wärmeentwicklung S. 124) giebt an, dass *Cucumis sativus*, *Melo*, *Cucurbita Pepo*, *Impatiens Balsamina*, *Mirabilis longiflora*, *Ocimum basilicum*, *Portulacca oleracea*, *Solanum tuberosum* bei 1<sup>0</sup> bis 2<sup>0</sup> Wärme in den Nächten des Septembers und Oktobers getödtet wurden.

Da die Temperatur von dünnen Pflanzentheilen nicht nur von der Lufttemperatur, sondern auch von ihrer Verdunstung und noch mehr von ihrem Strahlungsvermögen abhängt, so ist die Annahme erlaubt, dass Pflanzen selbst bei niederen Wärmegraden im eigentlichen Sinne erfrieren können. Bei heiterem Himmel im Freien und zumal bei trockener Luft kann die Temperatur der Blätter bei + 2<sup>0</sup> Luftwärme selbst auf 2<sup>0</sup>—3<sup>0</sup> unter den Eispunkt sinken.

Im November und Dezember 1859 und im Januar und Februar 1860 hatte ich eine grössere Anzahl von Tabakpflanzen, zwei Kürbispflanzen, Schminkholmen, Kohl und Raps in Gefässen an den Fenstern des Laboratoriums stehen. Die Pflanzen waren sämtlich gesund und kräftig und in langsamer Vegetation begriffen. Jedesmal, wenn ich nach einer kalten Nacht in das Laboratorium kam, wo dann die Lufttemperatur neben den Pflanzen

<sup>1)</sup> Dass krautige Pflanzen mit abgestorbenen Wurzeln im Boden noch lange fortleben, habe ich später vielfach beobachtet. Zusatz 1892.

gewöhnlich auf  $+ 4^{\circ}$  bis  $+ 2^{\circ}$  R. hinabgesunken war, fand ich die Blätter des Tabaks, der Bohnen, der Kürbisse im Zustande höchster Erschlaffung, sie hingen herab und waren zum Theil eingerollt. Wenn ich über Nacht die Fenster mit den Vorhängen verdeckte so waren am Morgen die Blätter trotz derselben Lufttemperatur frisch; es konnte nicht zweifelhaft sein, dass die Wärmestrahlung im ersten Falle durch die unverdeckten Fensterscheiben den Pflanzen geschadet hatte. Wenn dagegen das Lokal mehrere Tage nicht geheizt wurde und die Luft längere Zeit auf  $+ 4^{\circ}$  bis  $+ 2^{\circ}$  R. blieb, so trat jener Zustand von Schlaffheit auch bei verhangenen Fenstern ein. Dieser Zustand verdiente umsomehr Beachtung, als er alle Symptome eines weit fortgeschrittenen Welkens zeigte und doch war die Erde in den Töpfen beinahe mit Wasser gesättigt. Ich kam auf den Gedanken, dass diese Schlaffheit in der That weiter Nichts als ein starkes Welken sei, dann musste offenbar trotz der feuchten Erde die Wasseraufnahme durch die Wurzeln aufgehört haben. Viele von den Pflanzen standen in gläsernen Gefässen; einige derselben wurden in Wasser ( $20^{\circ}$ — $30^{\circ}$  R.) gesetzt und durch halbirte grosse Holzdeckel der Wasserdampf von den Blättern abgehalten; die Erde in den Glasgefässen wurde nicht befeuchtet; ein darin steckendes Thermometer zeigte die Erwärmung der Wurzeln an; als diese auf  $10^{\circ}$ — $15^{\circ}$  R. gestiegen war, begannen die Blätter wieder turgid und steif zu werden und in 1—2 Stunden war die ganze Pflanze vollkommen frisch. Offenbar war die Thätigkeit der Wurzeln durch die erhöhte Temperatur so gesteigert worden, dass Wasser in die welken Theile hinaufgetrieben wurde.

Mit den Kürbispflanzen machte ich wiederholt folgenden Versuch: der Glastopf wurde mit Schnee umgeben; als die Erde in demselben auf  $+ 3^{\circ}$  bis  $+ 4^{\circ}$  R. abgekühlt war, fingen die Blätter an zu welken; nach 2—3 Stunden hingen sie schlaff herab. Alsdann wurde das Glasgefäss wie oben in warmes Wasser gesetzt und in 1—2 Stunden war die Pflanze wieder völlig frisch. Bohnenpflanzen mit einigen grossen Blättern versehen und in irdenen Gefässen stehend wurden in einen mit  $30^{\circ}$  R. warmen Sand angefüllten grösseren Blumentopf gestellt; dieser selbst allseitig mit dicken Lagen von Watte umwickelt; oben mit halbirten Holzdeckeln bedeckt um die Blätter vor der aufsteigenden warmen Luft zu schützen. Ein zwischen den Wurzeln der Bohne steckendes Thermometer gab die Bodentemperatur, ein anderes dicht an den Blättern befestigtes die dort herrschende Lufttemperatur an.

Der ganze Apparat wurde nun um 10 Uhr früh in's Freie gesetzt; es war am 19. November 1859. Bis um 11 Uhr früh hatte sich die Erde durch den warmen Sand auf  $27,4^{\circ}$  R. erwärmt; das Thermometer neben den Blättern zeigte  $0^{\circ}$ ; bis Nachmittag um 5 Uhr kühlte die Erde bis auf  $7,5^{\circ}$  R. aus und die Luft um die Blätter blieb beständig auf  $0^{\circ}$  stehen. Die Blätter hatten ihre ganze Frische behalten, obgleich sie 7 Stunden lang in einer Luft von  $0^{\circ}$  sich befanden; wäre die Erde nicht erwärmt und die Wurzelthätig-

keit so hoch gesteigert worden, so wären die Blätter unfehlbar erfroren. Merkwürdiger Weise zeigten die Blätter bei eintretender Nacht eine entschiedene Tagstellung; jedoch hatte die Pflanze nicht im geringsten gelitten; noch jetzt im Februar also nach beinahe 3 Monaten ist sie völlig gesund.

An den Tagen, wo jene Beobachtungen gemacht wurden bestimmte ich mit einem Regnault'schen Hygrometer öfter die Luftfeuchtigkeit. Der Thaupunkt lag immer mehrere Grade unter  $0^{\circ}$ ; die Luft war also ziemlich trocken und die Verdunstung musste energisch genug stattfinden. Demnach kann ich jene heftige Affektion der Pflanzen durch Temperaturen von  $+ 2^{\circ}$  bis  $+ 4^{\circ}$  R. nur als eine Folge der Verdunstung betrachten, welche bei sistirter Wurzelthätigkeit ein starkes Welken bedingt; sind die Wurzeln durch höhere Temperatur zur Wasseraufnahme befähigt, so schadet jene niedere Luftwärme den Blättern nicht.

Die von Hardy (*Oservations sur quelques espèces ligneuses des pays chauds exposés à des températures de  $+ 1^{\circ}$  à  $+ 5^{\circ}$* ; Auszug in der bot. Zeitg. 1854. S. 202) gemachten Beobachtungen lassen sich, wie es scheint, nicht auf die angegebene Art erklären. Die tropischen Holzgewächse standen im freien Lande und wurden durch Schilfdecken geschützt. Eine tiefe Erkältung der Blätter konnte also nicht stattfinden, da weder Strahlung noch Transspiration bedeutend genug sein konnten. Die meisten dieser Pflanzen waren aber erst 1 Jahr alt und wurden von den niederen Temperaturen ( $+ 5^{\circ}$  bis  $+ 1^{\circ}$  wahrscheinlich Celsius) bei stattfindender Vegetation überrascht. Das Temperaturminimum, bei welchem die Vegetation dieser Gewächse stattfindet, wo Assimilation und Organbildung möglich sind, dürfte kaum unter  $15^{\circ}$  R. liegen, denn schon bei den Schminkbohnen und Kürbissen findet keine Vegetation unter  $12^{\circ}$  R. statt. Wenn nun diejenigen chemischen Prozesse, welche nur bei höheren Temperaturen möglich sind, mitten in ihrem Verlaufe von Temperaturen überkommen werden, bei denen sie nicht mehr stattfinden können, so ist es wohl möglich, dass plötzliche Störungen eintreten, welche die normalen Prozesse unterbrechen und so die Pflanzen tödten. Diese schon von A. De Candolle ausgesprochene Ansicht scheint indessen nichts weniger als befriedigend; denn die Bohnen und Kürbisse können mitten in ihrer Vegetation von niederen Wärmegraden überrascht werden, welche jedes weitere Wachsthum sistiren, ohne dadurch getödtet zu werden.

Leider sind die hierher gehörigen Thatsachen noch viel zu wenig in ihren Bedingungen gekannt; sie verdienen aber nicht bloss von physiologischer Seite die grösste Beachtung, sondern sind auch, wie A. De Candolle wiederholt bemerkt, für die Pflanzengeographie und die Geschichte der Arten von entschiedener Bedeutung.

Die Pflanzen unseres Klimas scheinen von niederen Temperaturen über dem Eispunkt nicht in der Weise affizirt zu werden, wie Kürbis, Bohne und Tabak. Im Herbst und Winter, wo die Luft anhaltend zwischen  $0^{\circ}$  und



5° R. temperirt war, konnte ich im Freien keine wildwachsenden Pflanzen finden, welche jenen Zustand von Erschlaffung gezeigt hätten. Die in Vegetation begriffenen Pflanzen von Grünkohl und Raps, welche neben den anderen im Laboratorium standen, zeigten niemals eine ähnliche Affektion. Ich liess die Erde von Rapspflanzen einige Stunden lang gefrieren, während die Blätter in einer Luft von 8°—10° R. sich befanden, ohne dass ein Welken eintrat; der Glastopf, in welchem eine grosse Kohlstaude seit drei Monaten vegetirte, wurde 17 Stunden lang in eine Kältemischung gesetzt, welche Anfangs —8° hatte und sich am Ende auf + 1° R. erwärmte; die Erde war sehr feucht; es trat aber kein Welken der Blätter ein, die sich in einer Luft von 8°—5° R. befanden.

Diese und die oben beschriebenen Versuche scheinen demnach zu beweisen, dass die Wurzelthätigkeit nur bei denjenigen Pflanzen durch niedere Wärmegrade sistirt wird, welche wärmeren Klimaten angehören, dass dies aber bei denen unseres Klimas nicht stattfindet.

Dass bei niederen Wärmegraden auch in den bei uns einheimischen Pflanzen Veränderungen stattfinden, welche während der eigentlichen Vegetation nicht eintreten, zeigt die von v. Mohl beschriebene winterliche Färbung der Blätter (Vermischte Schriften von v. Mohl).

Die Reihe von Erscheinungen, welche durch Temperaturniedrigung herbeigeführt werden zeigt eine grosse Anzahl sehr verschiedener Wirkungen die in jeder Beziehung als qualitativ verschieden betrachtet werden müssen, nicht aber in quantitativer Art den Temperaturen irgendwie proportional sind. Ich habe schon in meinen „physiol. Unters. üb. die Keimung der Schminkebohne“ (Sitzungsber. der k. k. Akademie der W. XXXVII. 1859) darauf hingewiesen, dass man die verschiedenen Wärmegrade in ihren Wirkungen auf die Vegetation vielmehr als qualitativ verschiedene Kräfte, denn als quantitativ verschiedene Intensitäten einer Kraft auffassen muss. Die ausserordentliche Komplikation des vegetativen Organismus bringt es mit sich, dass verschiedene Intensitäten derselben Kraft qualitativ verschiedene Wirkungen hervorrufen. Wenn die Temperatur unter einen bestimmten Grad hinabsinkt, so hört zuerst die Neubildung von Organen auf; sinkt sie noch tiefer ohne den Eispunkt zu erreichen, so treten Störungen in der Saftleitung ein; hält diese niedere Temperatur längere Zeit an und ist das Licht thätig, so treten eigenthümliche Prozesse auf, welche mit einer Farbenänderung des Laubes verknüpft sind; sinkt sie unter den Eispunkt so tritt Erstarrung der Säfte ein, die entweder an und für sich schädlich wirkt oder insofern tödtet, als ein rasches Aufthauen darauf erfolgt.

Tharandt, den 9. Februar 1860.



## Zusatz (1892).

Die auf den letzten Seiten des vorstehenden Aufsatzes besprochene Wirkung von niederen Temperaturen über 0° habe ich ausführlicher behandelt in der botanischen Zeitung von 1860, Nr. 14.

Eine zusammenfassende Darstellung Alles dessen, was man damals über das seit 30 Jahren vernachlässigte Thema des Erfrierens der Pflanzen überhaupt wusste, gab ich in mehr populärer Form in der Zeitschrift: „Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen“, Dresden 1860 im 5. Heft.

Die hier folgende Darstellung entnehme ich der 4. Aufl. (p. 702) meines „Lehrbuches der Botanik“ (1874).

Das Erfrieren oder die Tödtung der Zellen durch Erstarrung ihres Saftwassers zu Eis und durch nachheriges Aufthauen des letzteren hängt ebenfalls in erster Linie vom Wasserreichthum der Zellen ab. Lufttrockene Samen scheinen jeden Kältegrad ohne Beschädigung ihrer Keimkraft zu überdauern; die Winterknospen der Holzpflanzen, deren Zellen sehr reich an assimilirten Stoffen, aber wasserarm sind, überdauern die Winterkälte und oft wiederholtes rasches Aufthauen, während die jungen, in der Entfaltung begriffenen Blätter im Frühjahr einem leichten Nachtfrost erliegen. — Ein mindestens ebenso wichtiges Moment aber liegt in der spezifischen Organisation der Pflanze; manche Varietäten derselben Pflanzenart unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Resistenz gegen die Kälte und das Aufthauen. Manche Pflanzen, wie die Flechten, Laub- und Lebermoose, manche Pilze von lederartiger Konsistenz, die Mistel u. a. scheinen überhaupt niemals zu erfrieren, die Naviculeen können nach Pfitzer bei 10—20° R. gefrieren und nach dem Aufthauen wieder fortleben, während manche Phanerogamen aus südlicher Heimath schon durch rasche Temperaturschwankungen um den Eispunkt getödtet werden. Schmitz (Linnaea 1843, p. 445) sah *Agaricus fascicularis* steif gefroren, nach dem Aufthauen weiterwachsen.

Ob ein Pflanzengewebe durch die blosse Thatsache, dass sein Zellsaftwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne, ist ungewiss; sicher dagegen ist es, dass bei sehr vielen Pflanzen die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird; dasselbe Gewebe, welches nach dem Gefrieren des Saftwassers bei langsamem Aufthauen lebensfrisch bleibt, wird desorganisirt, wenn es, bei gleicher Kälte gefroren, rasch aufthaut: demnach erfolgt bei solchen Pflanzen die Tödtung nicht beim Gefrieren, sondern erst beim Aufthauen.

Bei der Eisbildung in einem Pflanzengewebe kommen zweierlei Verhältnisse zuerst in Betracht: Das Wasser, welches gefrieren soll, ist einerseits in einem Lösungsgemenge, dem Zellsafte enthalten, andererseits wird es von

den Adhäsionskräften in den Molekularporen der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten. — Nun ist es eine in der Physik festgestellte Thatsache, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine konzentrirtere Lösung, deren Gefrierpunkt tiefer liegt (Rüdorff in Pogg. Ann. 1861, Bd. 114, p. 52 und 1862, Bd. 116, p. 55). Es wird also durch das Gefrieren eines Theils des Zellsaftwassers der noch nicht gefrorene Theil des Saftes konzentrirter, es können dadurch möglicherweise chemische Veränderungen eingeleitet werden, da Rüdorff nachweist, dass in einer gefrierenden Lösung wirklich neue Verbindungen auftreten. In wie weit dieses Moment bei der Tödtung der Zellen durch Gefrieren und Aufthauen in Betracht kommt, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

Etwas Aehnliches wie bei einer gefrierenden Lösung macht sich nun auch bei dem Gefrieren eines imbibirten, quellungsfähigen, organisirten Körpers geltend; auch hier gefriert bei einem bestimmten Kältegrade nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molekülen des Körpers, der dementsprechend sein Volumen vermindert, sich zusammenzieht, während der gefrierende Theil des Imbibitionswassers von den Molekülen des imbibirten Körpers sich trennt, die Wassermoleküle werden losgerissen, um sich zu Eiskrystallen zu gruppieren. — Bei dem gefrorenen Stärkekleister tritt dies auffallend hervor; vor dem Gefrieren eine homogene Masse, erscheint er nach dem Aufthauen als ein schwammiges, grobporöses Gebilde, aus dessen groben Hohlräumen das aufthauende Wasser klar abläuft; ähnlich verhält sich geronnenes Eiweiss bei dem Aufthauen; in diesen Fällen wird offenbar eine dauernde Veränderung durch das Gefrieren eines Theils des imbibirten Wassers hervorgerufen; die bei der Eisbildung im Kleister und im geronnenen Eiweiss zu einem wasserarmen Netzwerk sich gruppierenden Moleküle der Substanz ordnen sich bei dem Aufthauen nicht mehr mit dem bei dem Gefrieren von ihnen abgetrennten Wassertheilen zu einem homogenen Ganzen zusammen; der aufgethaute Kleister ist eben kein Kleister mehr.

Auch bei dem Gefrieren lebender saftiger Gewebe trennt sich ein Theil des imbibirten Wassers ab und gefriert als reines Wasser zu Eis, ein Rest bleibt als Imbibitionswasser im Protoplasma und in den Zellhäuten zurück, wenigstens so lange die Temperatur nicht sehr tief sinkt. Blätter und saftige Stengel bei 5 bis 10° C. gefroren, lassen leicht erkennen, dass nur ein Theil des Wassers in Form von Eiskrystallen vorhanden ist; ein anderer Theil desselben durchtränkt die noch geschmeidigen Zellhäute, die nicht starr sind. Findet das Gefrieren langsam statt, so tritt das gefrierende Wasser in Form von Eiskrusten, die aus dichtgedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, auf der Oberfläche der saftigen Gewebe hervor. Diese Krystalle stehen reethwinkelig auf der Gewebeoberfläche und verlängern sich durch Zuwachs an

ihrer Basis. Auf diese Weise kann ein sehr grosser Theil des Gewebewassers in Form von Eiskrusten hervortreten, während das an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht<sup>1)</sup> und seinen Turgor verliert. Ausserordentlich schön tritt diese Erscheinung an den mächtigen Blattstielen der Artischocken auf, wenn sie langsam gefrieren; das saftige Parenchym trennt sich dabei von der Epidermis ab, die jenes wie ein locker aufliegender Sack umgibt; das Parenchym selbst zerreisst im Innern, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymhülle umschlossen bleibt; die Fig. 2 zeigt, wie die Eiskrusten aus den Parenchymmassen hervorgetreten sind. Ich habe von Blattstielstücken, die 396 g wogen, 99 g reines Eis gesammelt, welches nach dem Schmelzen zur Trockene abgedampft, nur geringe Spuren fester Substanz (etwa 1 pro Mille) hinterliess. Aehnliche Verhältnisse habe ich vielfach bei anderen Pflanzen beobachtet; oft ist aber die Eisbildung nicht so regelmässig wie bei den Artischocken; man findet dann in den Lücken des innerlich zerrissenen Gewebes (z. B. in saftigen Stämmen von *Brassica oleracea*) kleine unregelmässige Eisschollen; zuweilen tritt auch das Eis in Form von Kämmen, die Epidermis zerreisend, über die Oberfläche saftiger Stengel hervor (Caspary). Ich habe schon früher gezeigt<sup>2)</sup>, dass man auf durchschnittenen saftigen Pflanzentheilen, z. B. Runkelrüben, wenn man sie vor Verdunstung geschützt langsam gefrieren lässt, kontinuierliche, die Schnittfläche bedeckende Eiskrusten bekommt, die aus an der Basis wachsenden Eisprismen bestehen. — Die Entstehung und das Wachsthum dieser Eiskrystalle lässt sich so auffassen, dass zunächst bei Eintritt eines bestimmten



Fig. 2.

Querschnitt eines langsam gefrorenen Blattstiels von *Cynara Scolymus*; *c* die abgelöste Epidermis; *g* das Parenchym, in welchem die weissgelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen; es bildet eine zähe geschmeidige Masse und ist während des Gefrierens zerrissen, es hat sich eine peripherische Schicht abgesondert von mehreren inneren Partien, welche die Stränge umhüllen. Jede freie Oberfläche der Parenchymtheile ist mit Eiskrusten *KK* überzogen, diese bestehen aus dicht gedrängten Prismen. Die Hohlräume des zerrissenen Gewebes sind in der Figur ganz schwarz gehalten (aus Lehrb. II. Aufl. 1870).

<sup>1)</sup> Geschieht dies auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Astes in verschiedenem Grade, so treten selbstverständlich Krümmungen ein, die man auch wirklich häufig beobachtet. Die Frostspalten der Bäume beruhen wahrscheinlich auch nur auf derartigen Veränderungen.

<sup>2)</sup> Sachs: Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile (Bericht der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860). — Die oben beschriebenen Krystallbildungen im Inneren gefrorener Pflanzen habe ich schon in der ersten Aufl. dieses Lehrbuchs 1868 erwähnt und zur Erklärung des Erfrierens benutzt; später 1869 hat auch Prillieux (Ann. des sc. nat. T. XII, p. 128) dieselben Erscheinungen an verschiedenen Pflanzen beschrieben.



Kältegrades im Gewebe eine äusserst feine Wasserschicht gefriert, welche die unverletzten Zellhäute äusserlich überzieht; es tritt dann sofort aus der Zellhaut eine neue sehr dünne Wasserschicht an die Oberfläche und gefriert ebenfalls, die schon vorhandene Eisschicht verdickend, und so geht es fort; die Zellhaut nimmt von Innen her immerfort Zellsaftwasser in sich auf, durchtränkt sich damit und lässt die äusserste Molekularschicht ihres Imbibitionswassers gefrieren; die ersten dünnen Eisschichten auf der Aussenseite der unverletzten Zellen bilden polygonale, aneinander grenzende Tafeln; jede Tafel wird durch Zuwachs an ihrer Unterseite zu einem Eisprisma; die dicht gedrängten Prismen bilden eine leicht zu zerbröckelnde Eiskruste. Bei diesem Vorgange wird der Zellsaft eine immer konzentrirtere Lösung, die Zellhaut und das Protoplasma immer wasserärmer. — Es lässt sich nun auch einigermassen verstehen, warum ein rasches Aufthauen die Zellen tödtet, langsames nicht; findet nämlich das Aufthauen langsam statt, so schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berühren, das flüssig werdende Wasser wird sofort in die Zelle eingesogen, die ursprünglichen Verhältnisse der Zellsaftlösung und der Imbibition der Zellhaut und des Protoplasma können sich wieder herstellen, wenn sie nicht während des Gefrierens schon beschädigt worden sind. Thaut dagegen die Eiskruste oder Eisscholle sehr schnell auf, so läuft ein Theil des sich bildenden Wassers in die Zwischenräume des Gewebes, bevor es aufgesogen werden kann; die ursprünglichen normalen Konzentrationsverhältnisse und Imbibitionszustände können sich in den Zellen nicht wieder herstellen, was unter Umständen tödtlich wirken kann, je nach der chemischen Natur der im Zellsaft gelösten Stoffe und nach der Molekularstruktur des Protoplasma und der Zellhaut. Es erklärt sich aus der hier geltend gemachten Anschauung auch, warum der grössere Wassergehalt die Gefahr des Erfrierens steigert; denn je wasserärmer das Gewebe ist, desto konzentrirter sind die Zellsäfte, ein desto grösserer Theil des Wassers ist dann auch von den Imbibitionskräften festgehalten; demnach kann dann nur ein kleiner Theil des Wassers Eiskrystalle bilden, und bei dem Aufthauen derselben werden die genannten Störungen geringere Werthe haben.

Endlich ist es auch erklärlich, warum manche Pflanzen dann durch<sup>7</sup> zu rasches Aufthauen getödtet werden, wenn sie bei sehr tiefen Kältegraden gefroren waren, während das Gefrieren bei geringer Kälte unschädlich ist; denn je tiefer die Temperatur sinkt, ein desto grösserer Theil des Zellsaft- und Imbibitionswassers wird in Eis verwandelt, die Störung der Saftkonzentration und der Imbibitionszustände wird mit zunehmender Kälte immer grösser, die Wiederherstellung des normalen Zustandes bei dem Aufthauen also immer schwieriger. Dass die oben genannten Zerreissungen ganzer Gewebeschichten während des Gefrierens für das Fortleben des Organs nach dem Aufthauen eine sehr geringe Bedeutung haben, zeigt die Thatsache, dass



selbst die Blattstiele der Artischocken, deren gefrorener Zustand durch Fig. 2 dargestellt ist, nach langsamem Aufthauen bis in den folgenden Sommer hinein unbeschädigt blieben. Diese inneren Zerreibungen haben mit dem plötzlichen Kältetod der Zellen ebenso wenig zu thun, wie Frostspalten der Bäume, die bei stark sinkender Temperatur durch peripherische Zusammenziehung der Rinde und äusseren Holzschichten entstehen und sich bei steigender Temperatur wieder schliessen.

Die Vermuthung, dass vegetirende Pflanzen, zumal solche, welche zu ihrer Vegetation hoher Temperaturen bedürfen, schon durch Abkühlung ihres Gewebes bis nahe an den Eispunkt während kurzer Zeitdauer direkt getödtet werden könnten, wurde durch Versuche H. de Vries' widerlegt. Trotzdem können die alten Beobachtungen, Bierkander's und Hardy's, dass manche derartige Pflanzen (z. B. Cucurbitaceen, Impatiens, Solanum tub., Byxa Orelleana, Crescentia Cujete u. a.) bei niederen Temperaturen über den Eispunkt in freier Luft erfrieren, erklärlich gefunden werden, wenn man beachtet, dass durch die Ausstrahlung die Temperatur ihrer Gewebe sich unter den Eispunkt abkühlen kann, wenn auch die Lufttemperatur noch 2—3, selbst 5° C. beträgt. — Aber noch auf eine andre Art können niedere Temperaturen über Null den Pflanzen aus südlicher Heimath gefährlich werden; nämlich dann, wenn der die Wurzel umgebende Boden längere Zeit eine so niedere Temperatur behält, während die Blätter fortfahren zu transpiriren; in diesem Falle ist nämlich die Wasseraufnahme durch die Wurzeln so verlangsamt, dass sie nicht mehr im Stande sind, den Transpirationsverlust der Blätter zu ersetzen, die nun welken (und endlich wohl auch vertrocknen). Erwärmung des die Wurzeln umgebenden Bodens genügt, die welken Blätter wieder turgescent zu machen. So fand ich es bei in Töpfen erwachsenen Pflanzen von Nicotiana, Cucurbita, Phascolus<sup>1)</sup>. In England welkten im Winter die Zweige eines in das Warmhaus geleiteten Weinstocks, dessen Wurzeln ausserhalb im Boden standen, offenbar nur wegen der zu niederen Temperatur des Letzteren; denn als man ihn mit warmem Wasser begoss, erholten sich auch die Zweige im Warmhaus.

Da die Zellsäfte als wässerige, oft recht concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht zu gefrieren brauchen, so ist es immerhin denkbar, dass einzelne Wachsthumsvorgänge bei dieser Temperatur der Umgebung stattfinden können, obwohl die Thatsachen selbst noch nicht hinreichend festgestellt sind. Vergl. Dodel Ulotrix jon. Sep.-Abdr. p. 70. Dr. Uloth (Flora 1871 Nr. 12) beobachtete die merkwürdige Thatsache, dass Samen von Acer platanoides und Triticum zwischen die Eisstücke eines Eiskellers gefallen, daselbst gekeimt und ihre Wurzeln zahlreich und mehrere Zoll tief in spaltenfreie Eisstücke hincingetrieben hatten. Aus dieser Wahrnehmung folgert Uloth, dass die

<sup>1)</sup> Sachs in „Landw. Vers.-Stationen“. 1865. Heft V, p. 195.

genannten Samen schon bei  $0^0$  oder selbst unter  $0^0$  keimen, und dass das Eindringen der Wurzeln in Eis durch die Wärmeentwicklung im Samen und durch den Druck der wachsenden Wurzeln vermittelt werde. Indessen liesse sich die Thatsache auch anders erklären; das Eis war offenbar von wärmeren Körpern (den Wänden des Kellers u. dgl.) umgeben, die ihm Wärmestrahlen zusenden. Nun ist es eine bekannte Thatsache, dass Wärmestrahlen, wenn sie im Innern eines Eisstückes auf Luftblasen oder auf feste eingefrorene Körper treffen, diese erwärmen und das umliegende Eis im Innern zum Schmelzen bringen. Auf diese Weise konnten die Samen nicht nur, sondern auch die Wurzeln durch Wärmestrahlung, die das Eis durchsetzt, erwärmt werden und so das sie berührende Eis schmelzen; über die wahre Temperatur der Keimpflanzen bei dieser Gelegenheit ist also nichts Sicheres bekannt.

---

Schliesslich sei hier noch auf eine sehr ausführliche Untersuchung „Ueber das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen“ von Dr. Hermann Müller-Thurgau in den Landwirthschaftlichen Jahrbüchern, Berlin 1880 und 1886, hingewiesen.

---

## II.

# Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur.

1860.

(Aus: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. II. Berlin 1860.)

## I.

Die Bestimmung der niedrigsten und höchsten Temperaturen, bei welchen Samen verschiedener Arten noch keimen können, ferner die Geschwindigkeit bei dem Durchlaufen bestimmter Entwicklungsphasen einzelner Organe als abhängig betrachtet von verschiedenen aber konstanten Temperaturgraden, endlich die Wirkung einer bestimmten Temperatur auf die verschiedenen Entwicklungszustände einer Keimpflanze, sind der Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen.

Die Versuche wurden zum grössten Theil in den beiden Wintern 1857—1858 und 1858—1859 gemacht. Ich wählte den Winter, um gleichzeitig sehr verschiedene Temperaturen bei gleicher Beleuchtung anwenden zu können. Die Zimmer meiner Wohnung in Prag boten den grossen Vortheil, vermöge der dicken Wände bei gleichmässiger Heizung lange Zeit hindurch beinahe konstante Temperaturen anzunehmen, ein Umstand, von dem das ganze Gelingen der unternommenen Arbeit abhing. Die Samen wurden immer trocken in die gehörig vorbereitete Erde gelegt. Die Erde befand sich in grossen, acht- bis zehnzölligen Töpfen; diese Grösse reicht hin, um an einem Orte, dessen Temperatur wenig und langsam schwankt, die Schwankungen in der eingefüllten Erde so langsam zu machen, dass sie einer genauen Ueberwachung zugänglich werden <sup>1)</sup>. Die Töpfe bestanden aus einem schwarzbraun gebrannten, sehr porösen Thon von grosser Festigkeit, was bei Ver-

<sup>1)</sup> Thermostaten und andere Einrichtungen für derartige Zwecke, die man gegenwärtig in den verschiedensten Formen kaufen kann, gab es damals noch nicht. Zusatz 1892.

suchen dieser Art sehr in Anschlag zu bringen ist; denn da die Erde immer gleichmässig feucht erhalten werden muss, so wird durch eine hinreichende Porosität der Topfwände der Versumpfung des Bodens vorgebeugt. Wenn man grössere Reihen vergleichender Versuche macht, so muss man auf die Erhaltung des Bodens besonders im Winter grosse Sorgfalt verwenden, um ihm einen möglichst gleichen Grad von Lockerheit, Frische und Feuchtigkeits zu geben; diese drei von einander abhängigen Eigenschaften bestimmen zum Theil die Möglichkeit der Keimung und haben jederzeit einen merklichen Einfluss auf die Geschwindigkeit derselben. Ich hatte mir eine sehr lockere, schwarze, durchaus gleichmässige Gartenerde zu den Versuchen gewählt. Die zur Füllung eines Topfes bestimmte Erde wurde jedesmal einer besonderen Bearbeitung mit den Händen unterzogen; zwischen den locker übereinander hinlaufenden Handflächen wurde sie im feuchten Zustande so lange zerrieben, bis die ganze Masse ein sehr lockeres und völlig gleichförmiges Ansehen angenommen hatte. Dieser Bearbeitung wurde die Erde jedesmal von neuem unterworfen, wenn nach Beendigung eines Versuches dieselbe zur Keimung neuer Samen dienen sollte. In diesem aufgelockerten Zustande wurde die Erde in die Töpfe eingefüllt und dann stark eingerüttelt, aber niemals festgedrückt.

Auch das Unterbringen der Samen muss sorgfältig geschehen, besonders wenn man Längenmessungen an den Keimtheilen vornehmen will. Die grösseren Samen wurden immer so gelegt, dass die Keimwurzel ohne bedeutende Biegung sogleich senkrecht hinabwachsen konnte und dann einen Zoll hoch mit lockerer Erde bestreut. Für die kleinen Samen wurden dagegen in die frisch eingefüllte seichte Erde Furchen gemacht, und dann die Samen einen halben Zoll, die kleinsten einen Viertelzoll hoch bedeckt. Wenn man die Absicht hat, die Keimpflanzen zur vollständigen Entfaltung aller Keimtheile oder noch weiter wachsen zu lassen, so müssen die Samen hinreichend weit auseinander gelegt werden, um den später auftretenden Blättern den nöthigen Raum zu geben; bei Versuchen über die Entwicklung der ersten Keimwurzeln können sie dagegen sehr dicht liegen, doch immer so, dass noch ein Raum zwischen je zwei Samen bleibt, der die Ausdehnung bei der Quellung gestattet, und dass jeder Same rings mit Erde umhüllt ist; grosse Bohnen und Mais legte ich immer einen Zoll weit aus einander.

Um die Erde neben den Samen gleichmässig feucht zu erhalten, ist es am besten, sich nach dem Aussehen der Oberfläche zu richten; es ist durchaus unthunlich, bestimmte, festgesetzte Wassermengen anzuwenden, da man die Verdunstung nicht reguliren kann; durch zahlreiche Versuche habe ich mich auf das Entschiedenste davon überzeugt, dass man an dem Aussehen der Oberfläche das sicherste Mittel hat, um die Feuchtigkeit zu reguliren. Das Aufgiessen des Wassers geschah immer durch das weitere Rohr einer Spritzflasche, der Strahl wurde langsam hin- und hergeführt, und die Oeffnung



des Rohres nur einen bis zwei Zoll über die Fläche gehalten, um ein starkes Aufschlagen des Wassers zu verhindern. Während der Versuchsdauer wurden die Töpfe mit Glasglocken bedeckt, wobei für freien Zutritt der Luft Sorge getragen war.

Die Kugel des Thermometers steckte immer in gleicher Tiefe mit den Samen; bei solchen Versuchen, wo hohe Temperaturen angewendet wurden, und eine ungleichförmige Erwärmung der verschiedenen Schichten nicht ganz zu vermeiden war, wurden zwei bis drei Thermometer in verschiedene Tiefen gesteckt; es ist dies besonders dann nöthig, wenn man die Keimung weit fortschreiten lässt und die Wurzeln tiefer gehen. In allen Fällen, wo die Keime bis zur Entfaltung der Blätter getrieben wurden, ward auch die Lufttemperatur in ihrer unmittelbaren Nähe bestimmt.

In meinen Zimmern fanden sich vier Orte, deren Temperatur sehr konstant blieb; für die unterste Grenze der Keimungstemperatur fand sich leider keine so günstige Gelegenheit; es ist mir nicht gelungen, einen Ort, der für mich zugänglich gewesen wäre, aufzufinden, dessen Temperatur binnen sechs bis acht Wochen sich zwischen,  $2-4^{\circ}$  R. über Null konstant erhalten hätte, und gerade diese Temperaturen schliessen den unteren Nullpunkt unserer nordischen Kulturpflanzen ein; ich musste mich daher begnügen, durch öfter wiederholte, sehr langwierige Versuche den unteren Nullpunkt annähernd zu bestimmen.

Da die Töpfe mit den Keimen an Orten standen, deren Temperaturen während mehrerer Wochen nur um  $2-3^{\circ}$  R. schwankten, so wurde die Temperatur der Erde an jedem Ort täglich nur zweimal, zur Zeit seines Minimums und seines Maximums, notirt. Ich halte die von mir unten angegebenen Mitteltemperaturen für gute Mittelzahlen, da sie von den Extremen nur wenig abweichen, und vor allem darum, weil es der Gang der Schwankungen mit sich brachte, dass jedes Extrem nur sehr kurze Zeit anhielt. Für die hier zu untersuchenden Fragen sind Mitteltemperaturen völlig unbrauchbar, deren Extreme weiter auseinander liegen, und bei denen einzelne Extreme längere Zeit anhalten; denn die Mittel sollen hier einen angenäherten Ausdruck für diejenige konstante Temperatur angeben, welche sie in ihrer Ziffer repräsentiren.

Für die Beobachtungen bei  $20-40^{\circ}$  R. habe ich einen Apparat angewendet, in welchem man die Temperatur mit einiger Sorgfalt ziemlich konstant erhalten kann <sup>1)</sup>.

A A ist ein wasserdicht angefertigtes Gefäss von Eisenblech, welches am oberen Rande drei Haken trägt, von denen zwei (B B) in der Abbildung

<sup>1)</sup> Trotz der später erfundenen Keimungsapparate lege ich auch jetzt noch Werth auf meinen alten Apparat, der den Lebensbedingungen der jungen Pflanzen besser als jene Rechnung trägt. Zusatz 1892.

angegeben sind; diese Haken sind nach oben konkav und dienen dazu, den gläsernen Helm F zu tragen, der etwas grösser ist, als das Gefäss A A; der

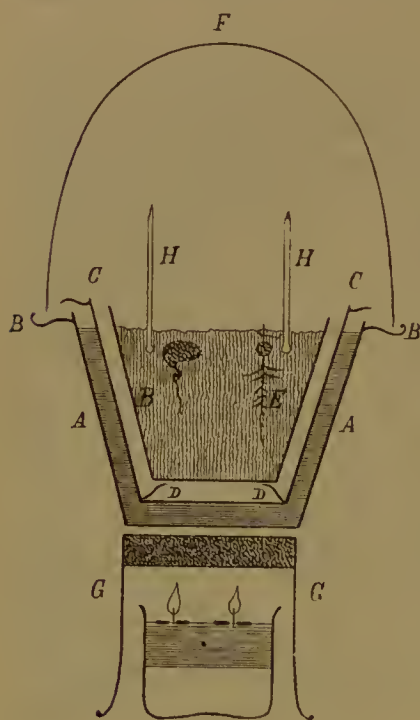


Fig. 3.

Helm hält die Luft über der Erde feucht, und indem er die ausstrahlende Wärme zum Theil zurückwirft, erhöht er die Temperatur im Inneren des Apparates um mehrere Grade; auf der inneren Seite des Helms schlägt sich Wasser nieder, welches ausserhalb des Apparates abtropft, da der Helm übergreift; zugleich wird die Luft unter dem Helm noch dadurch erwärmt, dass die um A A befindliche aufsteigende warme Luft sich unter F ansammelt. Ein zweites eisernes Gefäss (C C), von der Gestalt des vorigen, aber kleiner, trägt oben einen ausgebogenen Rand, welcher auf den Rand von A A so übergreift, dass C C in A A hängt; der Boden von C C bleibt auf diese Weise etwa einen Zoll über dem Boden von A A und ungefähr ebenso weit stehen die Seitenwandungen beider Gefässe ab. Der freie Raum zwischen A A und C C wird mit Wasser gefüllt. Auf dem Boden von C C ragen drei Füße aufwärts (D D), auf welche der Blumentopf E E gestellt wird; dieser ist auf die oben beschriebene Art hergerichtet und muss zwischen sich und dem Gefässe C C einen freien Raum lassen, so dass die Luft um den Topf ungehindert cirkuliren kann. Der ganze Apparat steht auf einem starken eisernen Dreifuss (G G), unter den die Lampe gestellt wird. Zur anfänglichen Erwärmung kann man eine Spiritusflamme benutzen, um dann aber längere Zeit hindurch eine möglichst konstante Temperatur zu erhalten, muss man diese durch eine Oellampe ersetzen. Ich habe mich durch viele Versuche davon überzeugt, dass es besser ist, mehrere kleine Flammen zu unterhalten, als eine grosse. Ein Glasgefäss, so breit, als der Raum unter dem Dreifuss gestattet, halb mit Wasser, oben mit Oel gefüllt, enthält zwei bis vier Schwimmer mit den kleinen käuflichen Nachtdochten; so kann man nicht nur die Grösse jeder Flamme reguliren, sondern auch ihre Zahl vermehren und vermindern. Je breiter das Oelgefäss ist, desto konstanter erhält sich die Temperatur, da bei einer breiteren Fläche das Sinken der Schwimmer langsamer stattfindet.

Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass bei Versuchen über die Entwicklungsgeschwindigkeit einzelner Keimtheile, besonders bei sehr hohen Temperaturen, wo einige Stunden schon wesentliche Unterschiede herbeiführen.

die Samen erst dann in die Erde innerhalb des Apparates gesteckt werden dürfen, wenn sie bereits die zu untersuchende Temperatur angenommen hat.

Das Wasser zwischen den beiden Eisengefässen hat den Zweck, die grösste Wärme zum oberen Rande des Topfes hinzuführen, denn da der untere Theil des Blumentopfes durch Ausstrahlung weniger verliert und dem Luftwechsel weniger ausgesetzt ist, so würde er sich viel stärker erwärmen, als der obere Theil. Auch in der Richtung der Radien des Blumentopfes findet ein kaum zu vermeidender Unterschied in der Temperatur der eingefüllten Erde statt; die Wärme nimmt von der Wand des Topfes gegen das Centrum hin ab; um nun mehrere Samen bei gleicher Temperatur längere Zeit zu erhalten, muss man sie in gleiche Entfernungen vom Mittelpunkt stecken, ein Thermometer muss in einem Punkte dieses Kreises stecken, denn nur so erfährt man die wahre Temperatur, der die Samen ausgesetzt sind.

So schwer es immerhin ist, eine Temperatur zwischen 30 bis 40° R. zwei bis drei Tage hindurch so konstant zu erhalten, dass die Schwankungen höchstens 3—4° betragen, weil ausser den Aenderungen, die in der Heizung des Apparates begründet sind, auch noch die Temperaturwechsel der umgebenden Luft mitwirken, so bieten doch die Beobachtungen bei so hohen Graden der Skala nicht diejenigen Schwierigkeiten, mit denen man zu kämpfen hat, wenn man in der Nähe des Eispunktes Keimungen herbeiführen will.

## II.

### Wachstumsgeschwindigkeiten der Keimtheile bei verschiedenen und gleichen Temperaturen.

Wenn es darauf ankommt, die Geschwindigkeiten einzelner Vegetationsprozesse als Funktionen der Temperatur zu behandeln, so bieten die Keimwurzeln für die Untersuchung Vorthelle, die man bei den anderen Organen leider entbehren muss. Die Keimwurzeln wachsen während der ersten Keimungsperiode nur durch Streckung; Zellenbildungen und Anlage neuer Wurzeln treten erst auf, wenn diese erste Verlängerung sich ihrem Ende nähert. Bei der einfachen Gestalt der Wurzeln und dem gleichmässigen Bau ihrer übereinander liegenden Querschnitte ist es erlaubt, anzunehmen, dass auch die organische Thätigkeit selbst, welche die Verlängerung der Wurzel bewirkt, eine gleichförmige sei. Es ist daher möglich, die Intensitäten jener Kraft zu messen durch die Geschwindigkeit der Verlängerung, und da die einzelnen Theile der Keimwurzeln bis zu dem Zeitpunkt, wo Neubildungen auftreten, untereinander homogen sind, da sich die Wurzel z. B. in einzelne cylindrische Stücke zerlegen lässt, die untereinander gleich sind, so kann man die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln ihrer Längenausdehnung proportional setzen; es ist demnach möglich, die in gleichen Zeiten bei verschiedenen



Temperaturen erreichten Wurzellängen gleicher Samen als das Maass der Wachstumsgeschwindigkeit selbst, für die angegebene Zeit, zu betrachten.

Bei solchen Organen, welche während ihres Längenwachstums ihre anderen Dimensionen in ungleichförmiger Weise ändern, wie es die meisten Blätter thun, kann man einfache Längenmessungen niemals als den Ausdruck der Wachstumsgeschwindigkeit (des ganzen Organs) betrachten. Wenn endlich mit der Vergrösserung eines Organs Neubildung von Zellen im Inneren desselben verbunden ist, so kann die Grössenänderung des Organes noch viel weniger als Ausdruck der Wachstumsgeschwindigkeit gelten, denn die Neubildungen sind Thätigkeiten, welche mit der Streckung schon gebildeter Theile niemals proportional sein können, da diese beiden Vorgänge qualitativ verschieden sind. Um die Geschwindigkeit der inneren Neubildungen zu messen, müsste man die in gleichen Zeiten gebildeten Zellen zählen können, und auch das würde noch ein sehr unvollkommenes Verfahren sein, da die gebildeten Zellen unter einander qualitativ verschieden sind und somit ihre Entstehungsgeschwindigkeiten der Ausdruck qualitativ verschiedener Kräfte sind.

Bei der ersten Verlängerung der Keimwurzeln fällt, wie gesagt, diese Schwierigkeit hinweg, es tritt aber auch hier ein Umstand auf, der leicht zu Irrthümern führen kann. Es zeigt sich nämlich in der Wachstumsgeschwindigkeit bei gleichbleibender Temperatur eine Aenderung, die also nicht von der Temperatur, sondern von inneren Ursachen abhängt. Die Geschwindigkeit des Wachstums nimmt eine Zeit lang zu und dann wieder ab, ohne dass sich dafür ein äusserer Grund auffinden liesse. Wenn man nun die Absicht hat, die Wachstumsgeschwindigkeiten als Funktionen der Temperaturen darzustellen, so darf man nicht vergessen, dass auch unabhängig von diesen Geschwindigkeitsänderungen eintreten. Es ist das übrigens eine Eigenthümlichkeit aller Organe der Pflanze, auch die Internodien und Blätter unterliegen einem Wechsel der Streckungsgeschwindigkeit, indem diese bei gleichbleibender Temperatur erst zunimmt und um so langsamer wird, je mehr sich das Organ seiner definitiven, specifisch bestimmten Grösse nähert.

Bevor ich daher dazu übergehe, die Wachstumsgeschwindigkeit als eine Funktion der Temperatur darzustellen, will ich eine Reihe von Beobachtungen mittheilen, welche zeigen, dass und wie sich die Geschwindigkeit des Wurzelwachstums bei gleichbleibender Temperatur nach und nach ändert.

#### Aenderung der Streckungsgeschwindigkeit der Keimwurzeln bei gleichbleibender Temperatur.

Die hier mitgetheilten Zahlen sind allerdings nicht bei völlig gleichen Temperaturen gewonnen, wenn man aber dergleichen zur Bedingung machen wollte, so müsste man auf die ganze Untersuchung verzichten. Auch sind die Temperaturunterschiede der Mittel in der That sehr gering, und die

Mittel selbst als wahre Repräsentanten der herrschenden Temperaturen zu betrachten, da die Extreme nur höchstens 3° R. auseinanderliegen und nur während kurzer Zeiten eintraten.

### *Zea Mais.*

Zeit seit dem Stecken des trockenen Samens.	R. Temperatur während dieser Zeit.	Erreichte Wurzellängen <sup>1)</sup> während dieser Zeit.
2mal 48 Stunden	11,8 (11—13) Grad	2 mm
3mal 48 „	11,6 (10—12,8) „	5,6 „
4mal 48 „	11,6 (10—13) „	15,2 „
5mal 48 „	11,5 (11—12) „	30,0 „
6mal 48 „	11,7 (10—13) „	89,0 „

Die Länge der Keimwurzel im ungekeimten, gequollenen Samen betrug 2 mm; mithin fand in den ersten vier Tagen keine Verlängerung statt. Die Längenzunahme, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit für je zwei Tage erhalten wir, wenn wir in der vierten Kolumme die vorhergehende Ziffer von der folgenden abziehen.

Es war demnach während gleicher Zeiten die Verlängerung

am 1. bis 4. Tage	0
„ 5. und 6. „	3,6 mm
„ 7. und 8. „	9,6 „
„ 9. und 10. „	14,8 „
„ 11. und 12. „	59,0 „

Die Wachstumsgeschwindigkeit war also eine ungleichförmig beschleunigte, und zwar hängt diese Beschleunigung nicht von einer Temperaturzunahme ab, ist also in der organischen Entwicklung selbst begründet.

### *Phaseolus multiflorus.*

Zeit seit dem Stecken des trockenen Samens.	R. Temperatur.	Wurzellänge <sup>2)</sup> , welche während dieser Zeit erreicht wurde.
2 mal 48 Stunden	11,8 (11—13) Grad	5,0 mm
3 mal 48 „	11,6 (10—12,8) „	11,5 „
4 mal 48 „	11,6 (10—13) „	17,0 „
5 mal 48 „	11,5 (10—12) „	54,0 „
6 mal 48 „	11,7 (10—13) „	100,0 „

<sup>1)</sup> Diese Zahlen sind hier und bei den folgenden Arten immer Mittel aus mehreren Exemplaren.

<sup>2)</sup> Die Wurzellänge wurde von der Wurzelspitze bis zum Kotyledonen-Ansatz gemessen, sie enthält also auch das hypokotyle Glied.

Die Länge der Keimwurzel im gequollenen Samen ist 3 mm, demnach war die Verlängerung in gleichen Zeiten folgende:

am 1. bis 4. Tage	2 mm
„ 5. und 6. „	6,5 „
„ 7. und 8. „	5,5 „
„ 9. und 10. „	37,0 „
„ 11. und 12. „	46,0 „

#### *Pisum sativum.*

		Wurzellänge.
2 mal 48 Stunden	11,8 (11—13) Grad	19 mm
3 mal 48 „	11,6 (10—19,8) „	29 „
4 mal 48 „	11,6 (10—13) „	55,6 „
5 mal 48 „	11,5 (10—12,7) „	114,7 „
6 mal 48 „	11,7 (10—13) „	150 „

Die ursprüngliche Wurzellänge war 3 mm.

Die Verlängerung in gleichen Zeiten betrug also:

am 1. bis 4. Tage	16 mm (in 2 Tagen ungefähr 8 mm)
„ 5. und 6. „	10 „
„ 7. und 8. „	26,6 „
„ 9. und 10. „	59,1 „
„ 11. und 12. „	35,3 „

Demnach hatte die Geschwindigkeit bis zum zehnten Tage zugenommen, dann aber fing sie an, wieder abzunehmen; die Wurzel hatte am zehnten Tage bereits 11 cm Länge, näherte sich also dem definitiven Maasse ihrer Länge und dies macht sich durch ein Abnehmen der Geschwindigkeit geltend. Wäre die Temperatur höher, so würde das Maximum der Geschwindigkeit an einem früheren Tage eingetreten sein.

#### Winterweizen.

		Wurzellänge 1).
2 mal 48 Stunden	11,8 (11—13) Grad	37 mm
3 mal 48 „	11,6 (10—12,8) „	79 „
4 mal 48 „	11,6 (10—13) „	118 „
5 mal 48 „	11,5 (10—12,7) „	275 „
6 mal 48 „	11,7 (10—13) „	343 „

Am ersten und zweiten Tage beträgt die Verlängerung aller drei Wurzeln zusammen bei 11—12° höchstens 3 mm, daher haben wir folgende Längenzunahmen:

1) Es wurde hier und bei der Gerste die Gesamtlänge der gleichzeitig aus tretenden Nebenwurzeln genommen, auch hier sind die Zahlen Mittel aus mehreren Exemplaren.



Am	1. und	2. Tage	3 mm
„	3. und	4. „	31 mm <sup>1)</sup>
„	5. und	6. „	42 „
„	7. und	8. „	39 „
„	9. und	10. „	157 „
„	11. und	12. „	68 „

Sommergerste.

			Wurzellängen.
2 mal 48 Stunden	11,8 (11—13)	Grad	35,5
3 mal 48 „	11,6 (10—12,8)	„	150,2
4 mal 48 „	11,6 (10—13)	„	243,3
5 mal 48 „	11,5 (10—12,7)	„	315,3
6 mal 48 „	11,7 (10—13)	„	616,3

Die zweitägigen Längenzunahmen sind also (wie oben):

Am	1. und	2. Tage	3 mm
„	3. und	4. „	29,5 „
„	5. und	6. „	114,7 „
„	7. und	8. „	93,1 „
„	9. und	10. „	72,0 „
„	11. und	12. „	301,3 „

Bei Weizen und Gerste scheint es also, als ob die Geschwindigkeiten dem oben gefundenen Gesetz der Beschleunigung und dann folgenden Retardation nicht gehorchten; das ist aber nur scheinbar; jede einzelne Wurzel folgt diesem Gesetze auch hier; nur wird das Gesamtergebnis dadurch gestört, dass einzelne neue Wurzeln auftreten, wenn die früheren anfangen, im Wachstum nachzulassen.

Vicia Faba.

2 mal 48 Stunden	11 (10—12)	Grad (Wurzel noch nicht ausgetreten)	
3 mal 48 „	11,6 (10—12,8)	„	Wurzellänge 10 mm
4 mal 48 „	11,6 (10—13)	„	25 „
5 mal 48 „	11,7 (10—12,8)	„	53,5 „
6 mal 48 „	11,7 (10—13)	„	83 „

Die ursprüngliche Wurzellänge des Keimes zu 4 mm angenommen, sind die Zuwächse in je zwei Tagen:

Am	1. und	2. Tage	unmerklich
„	3. und	4. „	„
„	5. und	6. „	6 mm

<sup>1)</sup> Die Länge der Keimwurzeln im gequollenen Samen zusammen = 3 mm, die erste Zunahme = 3 mm, folglich 37 mm — (3 + 3) = 31 mm.

Am	7. und 8. Tage	15 mm
„	9. und 10. „	28,5 „
„	11. und 12. „	29,5 „

Die Zunahme der Geschwindigkeit ist hier sehr deutlich, und da vom 9. bis 12. Tage keine wesentliche Aenderung in der Längenzunahme stattfindet, so kann man annehmen, dass ungefähr am 11. Tage die Geschwindigkeit ihr Maximum erreicht hat, dass sie in den nächsten Tagen wieder abnehmen würde.

Aenderung der Streckungsgeschwindigkeit der aufwärts wachsenden Keimtheile bei gleicher Temperatur.

Auch die Keimstengel und die Primordialblätter zeigen eine Acceleration in ihrer Entfaltung, auf welche später eine Retardation eintritt, beides unabhängig von der Temperatur, wie bei den Wurzeln. Da jedoch die Entfaltung der aufwärts strebenden Keimtheile anfangs viel langsamer geschieht, als die der Wurzeln, so tritt die Zeit der grössten Geschwindigkeit auch später ein als bei diesen. Die folgenden Zahlen beziehen sich auf die betreffenden Theile derselben Individuen, an denen die Wurzeln gemessen wurden, sie lassen also eine unmittelbare Vergleichung mit jenen zu, und es ist unnöthig, die Temperaturangaben nochmals zu wiederholen.

#### *Zea Maïs.*

Ursprüngliche Länge der Plumula = 4 mm.

3.48 Stunden:	Länge der Plumula:	4,0 mm,	Zunahme =	0 mm
4.48 „	„ „ „	5,6 „	„ =	1,6 „
5.48 „	„ „ „	10,0 „	„ =	4,4 „
6.48 „	„ „ „	26,0 „	„ =	16,0 „

#### *Phaseolus multiflorus.*

Ursprüngliche Länge der Plumula = 6 mm.

2.48 Stunden:	Länge der Plumula:	7 mm,	Zunahme =	1 mm
3.48 „	„ „ „	8 „	„ =	1 „
4.48 „	„ „ „	9 „	„ =	1 „
5.48 „	„ „ „	14,5 „	„ =	5,5 „
6.48 „	„ „ „	30,0 „	„ =	15,5 „

#### *Pisum sativum.*

Ursprüngliche Länge der Plumula = 2 mm.

2.48 Stunden:	Länge der Plumula:	5,7 mm,	Zunahme =	3,7 mm
3.48 „	„ „ „	11,5 „	„ =	5,8 „

4.48 Stunden:	Länge der Plumula:	17,0 mm,	Zunahme =	5,5 mm
5.48	"	"	"	31,7 " = 14,7 "
6.48	"	"	"	46,0 " = 14,3 "

Bei den beiden folgenden Arten kann man die Längenmessungen längere Zeit fortsetzen, weil die Blätter derselben sich hauptsächlich in die Länge ausbilden, und somit die Längenmessungen den Wachstumsgeschwindigkeiten einigermaßen proportional sind, was bei den Bohnen und Erbsen nicht gilt.

#### Winterweizen.

Ursprüngliche Länge der Plumula = 1 mm.

2.48 Stunden:	Länge der Plumula:	4,8 mm,	Zunahme =	3,8 mm
3.48	"	"	"	13,2 " = 8,4 "
4.48	"	"	"	31,2 " = 18,0 "
5.48	"	"	"	81,0 " = 49,8 "
6.48	"	"	"	118,0 " = 37,0 "

Hier zeigt sich die eintretende Abnahme in der Streckungsgeschwindigkeit sehr deutlich; der grösste Theil dessen, was hier als Länge der Plumula bezeichnet ist, gehört dem ersten Primordialblatte der Keimpflanze, welches bei 10—11 cm Länge seine definitive Grösse erreicht und schon vorher anfängt, sich langsamer zu strecken. Dasselbe gilt für die

#### Sommergerste.

Ursprüngliche Länge der Plumula = 2 mm.

2.48 Stunden:	Länge der Plumula:	5,1 mm,	Zunahme =	3,1 mm
3.48	"	"	"	16,4 " = 11,3 "
4.48	"	"	"	36,0 " = 19,6 "
5.48	"	"	"	87,7 " = 51,7 "
6.48	"	"	"	132,5 " = 44,8 "

Aus den vorstehenden Tabellen geht nun allgemein hervor, dass sowohl die aufwärts als die abwärts wachsenden Keimtheile zuerst an Geschwindigkeit zunehmen, dann ein Maximum erreichen, und endlich wieder abnehmen, bis völliger Stillstand eintritt. Da sowohl die Wurzeln, als die Internodien und Blätter nur begrenzte Längen erreichen, so kann die eintretende Abnahme der Entfaltungsgeschwindigkeit nicht überraschen.

Das soeben gefundene Entwicklungsgesetz muss überall da berücksichtigt werden, wo man die Geschwindigkeit der Entwicklung als eine Wirkung der äusseren Umstände darzustellen sucht. Nehmen wir z. B. an, es messe jemand die Länge des aufwärts wachsenden Theiles bei der Gerste oder dem Weizen, und dieser Beobachter kenne dieses Gesetz nicht, wonach



bei gleicher Temperatur erst eine Acceleration, dann eine Retardation des Wachsthum's eintritt; wenn ihm seine Messungen nun zufällig zeigen, dass anfangs eine Temperaturzunahme, dann eine Temperaturabnahme stattfindet, dass gleichzeitig eine Beschleunigung, dann eine Verzögerung im Wachsthum eintritt, so wird er natürlich in den Irrthum verfallen, diesen Gang des Wachsthum's jenen Temperatur-Änderungen zuzuschreiben, während sie unter Umständen ganz unabhängig davon sein können; trifft es sich dagegen zufällig, dass bei seinen Beobachtungen die Temperatur anfangs fällt, dann steigt, so wird er für den umgekehrten Gang der Wachsthumsgeschwindigkeit offenbar eine andere Ursache suchen müssen, z. B. grössere Feuchtigkeit, Lichteinflüsse u. s. w. Die eben gemachten Annahmen finden ihre volle Rechtfertigung in den „Grundzügen der Pflanzenklimatologie“ von Hermann Hoffmann, 1857. Ich habe in diesem Buche vergeblich darnach gesucht, eine Berücksichtigung des unabhängigen Wachsthumsganges zu finden.

Wenn es sich nun darum handelt, den Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Streckungsgeschwindigkeiten der Wurzeln und anderer Theile zu finden, indem man die in gleichen Zeiten, aber bei verschiedenen Temperaturen eintretenden Streckungen miteinander vergleicht, so ist es offenbar, dass man diejenigen Ungleichförmigkeiten, welche durch den Wachsthumsgang an und für sich entstehen, aus den Resultaten eliminiren müsste, um die richtigen Ausdrücke zu finden. Dieses klar zu machen, diene folgendes Beispiel. Hätte man bei einer beliebigen Pflanzenart die Verlängerung der Keimwurzel binnen 48 Stunden bei  $11^{\circ}$  auf 20 mm festgesetzt, so kann sich bei einem Keime derselben Art binnen 48 Stunden bei  $24^{\circ}$  die Wurzel z. B. um 30 mm verlängern. Nimmt man nun an, die 20 mm im ersten Falle gehören der Zeit an, wo das Wachsthum unserm Gesetze gemäss seine Acceleration erfährt, so werden im zweiten Falle die ersten 20 mm in diese Entwicklungsperiode fallen, die folgenden 10 mm aber gehören dann dem Stadium an, wo die Entwicklung aus inneren Gründen langsamer wird. Während wir nun anfangs zwei homologe Entwicklungszustände zu vergleichen wünschten, zeigt es sich nun, dass noch ein innerer, qualitativer Unterschied hinzutritt, den wir ausser Stande sind, in Rechnung zu bringen. Wenn wir in der Lage wären, für jeden Temperaturgrad den Werth der Acceleration und Retardation zu kennen, dann liesse sich freilich der daraus hervorgeschende Fehler eliminiren. Für jetzt ist das aber unmöglich. Jedoch lässt sich der Uebelstand zum grossen Theile umgehen. Will man die Abhängigkeit der Streckungsgeschwindigkeit von verschiedenen Temperaturen kennen lernen, so muss man sich darauf beschränken, nur solche Stadien zu vergleichen, welche in die Zeit der Acceleration, oder nur solche, die in die Zeit der Retardation fallen; auch so bleiben die Resultate noch fehlerhaft, weil die Änderungen ungleichförmig sind, weil also bei rascher Entwicklung mehr und stärkere Änderungen aus inneren Ursachen

auftreten, als bei langsamer. Uebrigens hat in unserer Zeit die Physiologie wenig Interesse daran, die Formel zu kennen, wonach die Streckungsgeschwindigkeit von der Temperatur abhängt. Die Beobachtungen, welche ich hier mitzutheilen wünsche, haben einen andern Zweck. Es kam mir darauf an, diejenige Temperatur zu finden, bei welcher die Entwicklung bestimmter Theile am raschesten stattfindet. Wenn man hierbei nur die ersten Entwicklungsstadien bei verschiedenen Temperaturen vergleicht, sich also auf kurze Zeiten beschränkt, so sind die Fehler, welche aus der Acceleration und Retardation entspringen, so unbedeutend, dass man sie völlig übersehen kann <sup>1)</sup>).

Aufsuchung derjenigen Temperaturgrade, bei denen die Streckung der Keimtheile rascher verläuft, als bei irgend einem anderen Grade.

Bisher hat man allgemein an der Annahme festgehalten, dass mit steigender Temperatur auch die Entwicklungsgeschwindigkeit steigt, man ist sogar so weit gegangen, diese beiden Grössen als proportional zu betrachten; eine genauere Beobachtung einzelner, vergleichbarer Entwicklungszustände bei verschiedenen Temperaturen zeigt aber, dass beide Annahmen falsch sind; die Erhöhung der Temperatur bewirkt nur dann eine Beschleunigung des Wachstums, wenn sie einen bestimmten Grad nicht überschreitet; steigt dann die Temperatur noch höher, so bewirkt jede Wärmezunahme eine Verminderung der Wachsthumsgeschwindigkeit. Der Beweis für dieses Gesetz liegt in den folgenden Tabellen.

#### Zea Maïs.

Die angegebenen Wurzellängen sind hier und bei den folgenden Arten immer Mittelzahlen aus mehreren Individuen. Die angegebenen Temperaturen sind ebenfalls Mittelzahlen, aber aus Beobachtungsreihen gezogen, bei denen die Extreme von dem Mittelwerth höchstens um 2° R. abweichen; in den meisten Fällen sind die Maxima und Minima nur um 2—3° von einander entfernt. Man darf also die angegebenen Temperaturen als nahezu konstant betrachten.

<sup>1)</sup> Die hier auf den letzten 7 Seiten behandelte Erscheinung habe ich 1872 in meiner Abhandlung: „Ueber den Einfluss der Lufttemperatur u. s. w.“ in den „Arbeiten des botan. Instituts Würzburg“ Bd. I, pag. 102 als die „grosse Periode des Wachstums“ bezeichnet, welcher Ausdruck sich in unserer Litteratur eingebürgert hat. Zusatz 1892.

Zeit.	R. Temperatur.	Erreichte Wurzellänge.
48 Stunden	34 Grad	5,9 mm
48 „	30,6 „	25,2 „
48 „	27,2 „	55,0 „
48 „	26,6 „	39,0 „
48 „	21,0 „	24,5 „
2. 48 „	13,7 „	2,5 „

Diese Beobachtungsreihe zeigt, dass unter übrigens gleichen Umständen die Streckung der Keimwurzel am raschesten ist bei  $27^{\circ}$  R.; bei höheren und niederen Graden nimmt die Geschwindigkeit in hohem Maasse ab. Man darf hierbei nicht übersehen, dass  $30$  und selbst  $34^{\circ}$  R. für den Mais noch keine schädlichen Temperaturen sind; der Boden, in welchem der Mais während des Sommers wurzelt, erwärmt sich oft höher und muss sich so hoch erwärmen, um die Pflanze zu einer kräftigen Entfaltung zu bringen. Es zeigt sich also, dass Temperaturen, welche für die erwachsene Pflanze nicht schädlich sind, dem keimenden Samen schaden, insofern sie seine Entwicklung langsamer machen<sup>1)</sup>.

#### *Phaseolus multiflorus.*

Binnen 48 Stunden wurden folgende Wurzellängen erreicht:

34 Grad R.	7 mm
30,7 „ „	22 „
27,6 „ „	28 „
26,6 „ „	30 „
22,8 „ „	34 „
21,0 „ „	47 „
20,6 „ „	39 „

Für die Schminkbohne scheint also die Temperatur der raschesten Entwicklung der Wurzel ziemlich genau bei  $21^{\circ}$  R. zu liegen.

#### *Dolichos Lablab*

erreichte binnen 48 Stunden

bei 26,6 Grad R.	eine Wurzellänge von 38,6 mm
„ 22,8 „ „ „	„ „ 41 „

dennach findet auch bei dieser für sehr hohe Vegetationstemperaturen geeigneten Pflanze die beste Keimung bei einer relativ niedrigen Temperatur statt; denn  $26,6^{\circ}$  ist im Verhältniss zu  $22,8^{\circ}$  schon als eine schädliche Keimungstemperatur zu betrachten.

<sup>1)</sup> So einfach, wie oben gesagt, dürfte die Sache wohl nicht sein. Zusatz 1892.



*Cucurbita Pepo.*

Binnen 48 Stunden erreichte die Wurzel  
 bei 34 Grad R. eine Länge von 11 mm  
 „ 30,6 „ „ „ „ 14 „  
 „ 27,2 „ „ „ „ 30 „

Wahrscheinlich liegt die Temperatur der geschwindesten Entwicklung der Wurzel noch unter 27°.

*Pisum sativum.*

In 48 Stunden erreichte die Wurzel folgende Längen:  
 bei 30,6 Grad 12,2 mm  
 „ 26,6 „ 17 „  
 „ 22,8 „ 41 „  
 „ 14,1 „ 4 „

Wahrscheinlich liegt die Temperatur der raschesten Keimung noch unterhalb 22°.

*Winterweizen.*

Auch hier sind die Längen der drei Wurzeln eines Keimes summiert, die angegebene Zahl ist das Mittel von mehreren Keimen.

In 48 Stunden wurden folgende Längen erreicht:  
 30,6 Grad R. 22 mm  
 26,6 „ „ 50 „  
 22,8 „ „ 88,3 „  
 14,1 „ „ 3,5 „

*Sommergerste.*

In 48 Stunden: 34 Grad, Wurzellänge: 3 mm  
 26,6 „ „ 77 „  
 22,8 „ „ 140 „  
 14,1 „ „ 2 „

Die aufwärts wachsenden Keimtheile folgen demselben Gesetz wie die Wurzeln, auch bei diesen liegt die Temperatur der raschesten Entwicklung tief unter der höchsten Keimungstemperatur.

Die hier mitgetheilten Messungen beziehen sich auf dieselben Individuen, bei denen die Wurzeln beobachtet wurden. Hier wie dort beziehen sich die Messungen nur auf die ersten Regungen des Keimes, fallen also sämtlich in die gleiche Entwicklungsphase, daher hat die Geschwindigkeitsänderung, welche in der Entwicklung selbst begründet ist, keinen merklichen Einfluss.

Zeit.	R. Temp.	Länge der Plumula in Millimetern.		
		Mais.	Phas. mult.	Pisum.
48 Stunden	34 Grad	4,6 mm	7,5	
"	" 30,6 "	9,1 "	10,2	5,5
"	" 27,2 "	13,0 "	15,0	5,0
"	" 26,6 "	11,0 "	10,5	5,7
"	" 21,0 "	5,6 "	11,0	10,0
2. 48	" 13,7 "	4,6 "	7,4	3,0

Für Winterweizen und Sommergerste treten die Unterschiede nicht so deutlich hervor, zum Theil hängt dies davon ab, weil diese Samen seicht liegen müssen, um sicher zu keimen, und weil in den obersten Bodenschichten die Temperatur weniger konstant ist. In 48 Stunden erreichte die Plumula folgende Längen:

	Weizen.	Gerste.
30,6 Grad	4,5 mm	3 (nicht gekeimt)
27,2 "	10,5 "	13,0 mm
26,6 "	5,0 "	7,0 "
22,8 "	9,0 "	12,0 "
14,0 "	2,0 "	2,0 "

Weizen und Gerste haben ihre Wurzeln sehr oft in einem Boden, der sich im Sommer um mehrere Grade über  $30^{\circ}$  R. erwärmt, ohne dass die Pflanzen darunter leiden. Die vorstehenden Zahlen zeigen aber ganz entschieden, dass  $30,6^{\circ}$  für die Keimung von Weizen und Gerste sehr ungünstige Temperaturen sind, jedenfalls findet ihre Keimung bei  $22,8^{\circ}$  besser statt.

Der Einfluss der günstigen Temperaturen macht sich nicht nur durch die grosse Geschwindigkeit geltend, womit die Wurzeln austreten und sich verlängern, sondern noch mehr durch die Gleichförmigkeit der Keimung bei verschiedenen Samen gleicher Art. In der Nähe der höchsten und niedrigsten Keimungstemperatur verdirbt jedesmal eine grosse Zahl der angewendeten Samen; es fällt dies besonders dann auf, wenn man sich daran gewöhnt hat, bei günstigen Temperaturen sämtliche Samen ohne Ausnahme keimen zu sehen. Es ist in der That eine auffallende Erscheinung, dass unter den zahlreichen Samen eine so grosse Gleichförmigkeit in dieser Hinsicht herrscht. Ich habe seit drei Jahren von Weizen, Gerste, Roggen, Mais, Bohnen, Sau-  
bohnen, Erbsen, Kürbissen Hunderte und Tausende von Samen keimen lassen, und wenn dabei die Temperatur zwischen  $15-25^{\circ}$  R. liegt, besonders wenn sie geringe Schwankungen zeigt, so kann man immer darauf rechnen, sämtliche Samen, ohne Ausnahme, zur Entwicklung kommen zu sehen. Es gilt dieses natürlich nur von vollkommen reifen Samen. Dagegen ist die Geschwindigkeit und Kraft, womit die Keime sich entwickeln, so verschieden selbst bei den Samen einer und derselben Pflanze, ja sogar

dann, wenn man unter vielen die gleichartigsten aussucht, dass es kaum möglich ist, einige vollständig gleich aussehende Keimpflanzen für vergleichende Versuche zu erhalten. Es hat mir immer geschienen, dass der grösste Theil dieser Unterschiede von dem hindernden Einfluss herrührt, den die Samenschale dem Austritt der Wurzel und später dem Aufstreben des Keimstengels entgegensetzt. Verbiegungen und Quetschungen sind hierbei fast unvermeidlich, und es ist auffallend, wie in der ersten Jugend auch die kleinsten Beschädigungen die ganze Kraft der Pflanze beeinträchtigen; dieselben Pflanzen im erwachsenen Zustande ertragen zahlreiche Verwundungen, die Beraubung ihrer meisten Organe. Die gegenseitige physiologische Verbindung der Keimtheile scheint eine viel innigere zu sein, als bei der erwachsenen Pflanze.

Die Kenntniss der Geschwindigkeiten, womit die Keimung bei verschiedenen Temperaturen eintritt und verläuft, giebt uns die Mittel an die Hand, die Maxima und Minima der Keimungstemperaturen genauer zu bestimmen, als es ohne diese Hilfe möglich wäre. Der Umstand, dass die Keimungsgeschwindigkeit sowohl in der Nähe des oberen, als des unteren Extrems rasch abnimmt, ist bei der grossen Schwierigkeit der Bestimmung der beiden Nullpunkte als ein Erkennungszeichen zu betrachten, wonach man entscheiden kann, ob und wie weit man sich dem Maximum oder Minimum genähert habe. Es bedarf natürlich keines besonderen Beweises, dass es für jede Art von Samen einen bestimmten niedrigsten und höchsten Temperaturgrad geben muss, bei welchem für ihn die Möglichkeit der Keimung aufhört. Dagegen ist es sehr schwierig, den Beweis herzustellen, welcher Grad die obere oder die untere Grenze bilde. Wenn wir uns in der Lage befänden, einen bestimmten Temperaturgrad an einem der Luft zugänglichen Orte Wochen lang festzuhalten, dann hätte die vorliegende Frage nicht die geringsten Hindernisse. Aber gerade diejenigen Temperaturen, bei denen die Maxima und Minima liegen, sind die, welche sich am schwierigsten längere Zeit hindurch festhalten lassen.

Wenn es darauf ankommt, einen bestimmten Grad als denjenigen bezeichnen zu dürfen, unterhalb oder oberhalb dessen keine Keimung eines bestimmten Samens mehr möglich ist, so würde man durch folgendes Verfahren dazu gelangen können, wenn es in unserer Macht stände, konstante Temperaturen lange Zeit hindurch zu erhalten. Man würde die in Erde liegenden Samen einmal so lange bei  $+1^{\circ}$  R. liegen lassen, bis sie entweder sämmtlich verdorben sind, oder bis einige gekeimt haben; bei einem anderen Versuche würde man gleiche aber neue Samen bei  $+2^{\circ}$  R. so lange liegen lassen, bis sich einer der beiden Effekte zeigt; und so würde man fortfahren, bis man denjenigen Temperaturgrad findet, bei welchem zuerst Keimung eintritt. Zur Bestimmung des oberen Nullpunktes würde derselbe Weg einzuschlagen sein; man müsste Samen derselben Art einmal bei  $40^{\circ}$  R., dann andere bei  $39^{\circ}$ , andere bei  $38^{\circ}$  konstanter Temperatur liegen



lassen und so lange fortfahren, bis man denjenigen Grad erreicht, wo Keimung eintritt; oder man könnte in beiden Fällen die Reihe umkehren und die Temperatur im ersten so lange fallen lassen, bis man den Punkt findet, wo die Keimung unmöglich wird; im zweiten müsste man so oft höhere Grade anwenden, bis man einen findet der die Keimung hindert. Bei der Unmöglichkeit, ein solehes Verfahren einzuleiten, giebt es noch einen Weg, der beinahe eben so sicher zum Ziele führen kann, und dem nicht so viele Hindernisse entgegenstehen. Angenommen, man befände sich in der Lage, längere Zeit die Temperatur eines Blumentopfes so schwanken zu lassen, dass das Thermometer einmal über einen gewissen Grad hin aufsteigt, oder in einem andern Falle einmal unter einen gewissen Grad sinkt, so ist dadurch die Möglichkeit gegeben, den unteren und den oberen Nullpunkt der Keimung zu bestimmen. Hätte man z. B. Gelegenheit, die Temperatur der Erde in einem Blumentopf einmal mehrere Wochen lang zwischen  $+ 1^{\circ}$  und  $2^{\circ}$ , dann zwischen  $+ 1^{\circ}$  und  $+ 3^{\circ}$ , dann zwischen  $+ 1^{\circ}$  und  $+ 4^{\circ}$  R. schwanken zu lassen, und würde es sich zeigen, dass im zweiten Falle ( $+ 1^{\circ}$  bis  $+ 3^{\circ}$ ) nach sehr langer Zeit Keimung eintritt, dass dies dagegen im ersten Falle niemals geschieht, dass ferner im dritten Falle die Samen ebenfalls, aber schneller als im zweiten, keimen, so hat man volle Gewissheit, dass die niedrigste Keimungstemperatur zwischen  $+ 2^{\circ}$  und  $+ 3^{\circ}$  liegt. Zur Bestimmung des oberen Nullpunktes würde ein ähnliches Verfahren zu benutzen sein. Der obere Nullpunkt ist von dem unteren aber physiologisch verschieden. Die Temperatur unterhalb des unteren Nullpunktes wirkt nicht unmittelbar schädlich, sondern sie ist zunächst indifferent, man kann also nicht sagen, dass die Grade unter dem unteren Nullpunkte die Keimung hindern, sondern nur, dass sie dieselbe nicht einleiten, nicht anregen. Ganz anders ist es bei der höchsten Keimungstemperatur; dieser Grad bezeichnet den Punkt, über welchen hinaus jede Temperatur schädlich, hindernd wirkt; die über dem oberen Nullpunkt liegenden Grade sind nicht indifferent, sondern negativ. Darauf muss bei der Aufsuchung der Maximumtemperatur grosse Rücksicht genommen werden. Wenn der obere Nullpunkt z. B. bei  $35^{\circ}$  liegt, und man liesse die Temperatur zwischen  $33$  und  $36^{\circ}$  schwanken, so würde der Same nicht keimen, weil er bei  $36^{\circ}$  getödtet wird; man weiss dann aber auch nicht, da man jenen Nullpunkt noch nicht kennt, ob die Grade  $33$ — $35^{\circ}$  nicht auch schädlich waren; man muss also einen neuen Versuch machen und die Temperatur nicht über  $35^{\circ}$  schwanken lassen; zeigt sich jetzt, dass der Same keimt, so liegt der Nullpunkt zwischen  $35$  und  $36^{\circ}$ . Es ist natürlich in kleinen Apparaten sehr schwer, die Schwankungen so zu leiten, dass nicht einmal binnen 2 bis 3 Tagen die Temperatur um einen Grad höher steigt, als gewünscht wurde.

Die Angabe der Temperaturmittel hat für die Bestimmung der beiden Nullpunkte nur unter sehr beschränkenden Bedingungen einiges Interesse. Nur

dann, wenn die berechnete Mitteltemperatur eines Versuchs auch tatsächlich während des Versuchs längere Zeit hindurch herrscht, darf man den Effekt ihr zuschreiben. Wenn z. B. bei einem Versuch die Temperatur der Erde täglich einmal auf  $1^{\circ}$  R. sinkt und einmal auf  $5^{\circ}$  R. steigt, so kann die Mitteltemperatur nicht zur Bestimmung des Nullpunktes benutzt werden; denn liegt dieser unbekannte Punkt z. B. bei  $4^{\circ}$  R., so sind alle Temperaturen unter  $4^{\circ}$  unthätig, die über  $4^{\circ}$  (also Temperatur  $4-5^{\circ}$ ) thätig. Nun kann bei jenen Versuchen das Mittel  $3^{\circ}$  sein; natürlich wäre es nun falsch,  $3^{\circ}$  als eine Keimungstemperatur zu bezeichnen. Nehmen wir an, die Mitteltemperatur eines anderen Versuches sei auch  $3^{\circ}$  R., auch hier schwankte die Temperatur zwischen  $1$  und  $5^{\circ}$ , aber fügen wir noch eine Bedingung hinzu, nämlich die, dass die tägliche Schwankung zwischen  $+2$  und  $+3,5^{\circ}$  stattfindet, dass während der ganzen Dauer nur gelegentlich die Temperatur auf  $+5^{\circ}$  steigt, so wird dann keine Keimung stattfinden; obwohl Maximum, Minimum und Mittel den obigen gleich sind. Als Alphons de Candolle darauf drang, die Temperaturmittel von den indifferenten Graden unter dem spezifischen Nullpunkt frei zu machen<sup>1)</sup>, übersah er diesen wichtigen Punkt, der allen bisher gelieferten Mitteltemperaturen anhängt und als Fehler zu betrachten ist, wenn dieselben auf die Vegetation bezogen werden sollen. Jede Temperatur wirkt auf die Vegetationsprozesse, ob sie in die Zeit der Keimung oder später fallen, nur dann, wenn sie eine bestimmte Zeit hindurch anhält. Wenn bei einem Keimungsversuch Wochen lang die Temperatur zwischen  $+1$  und  $4^{\circ}$  schwankt und vielleicht ein- oder zweimal auf eine oder zwei Stunden bis auf  $6$  oder  $8^{\circ}$  steigt, um rasch wieder auf  $4^{\circ}$  zu sinken, so hat das auf das Resultat gar keinen Einfluss; berechnet man aber das Temperaturmittel nach gewohnter Weise, so macht sich jene Schwankung in der Zahl geltend, während sie sich in physiologischer Hinsicht durchaus nicht geltend machte. Anders ist das natürlich bei sehr hohen Temperaturen, wo eine plötzliche Erhebung über den oberen Nullpunkt auch bei kurzer Dauer Schaden bringt; alsdann ist diese Wirkung der Gradzahl nicht proportional und darf ebenfalls nicht in gewohnter Weise berücksichtigt werden; vielmehr muss man sie als eine unberechenbare Störung betrachten. Man sieht, wie bei genauerer Betrachtung der Verhältnisse die schönen Illusionen schwinden, welche man sich in Bezug auf die Proportionalität zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Temperatur gemacht hat.

Ich habe mich sorgfältig mit der Aufsuchung einiger unterer Nullpunkte beschäftigt, ohne indessen die gewünschte Genauigkeit erreichen zu können; die Keimung in der Nähe der unteren Nullpunkte ist so langsam, dass jeder Versuch Wochen in Anspruch nimmt, und es ist schwer, in so langer Zeit die obere Bodenschicht eines Blumentopfes beständig unter einer bestimmten

<sup>1)</sup> Alphons de Candolle, Géographie botanique. Tome I.

Temperatur zu erhalten. Bei Versuchen im Kleinen oder im Zimmer ist es nicht sehr schwierig, die täglichen Schwankungen zu vermindern, aber es war mir immer unmöglich, das langsame Steigen oder Fallen zu verhindern, welches von den grossen Schwankungen im Freien abhängt und sich im Zimmer geltend macht. Bei solchen Samen, deren Minimum nahe bei  $0^{\circ}$  liegt, tritt noch eine neue Schwierigkeit hinzu; man muss sich nämlich vor dem Sinken unter  $0^{\circ}$  hüten, tritt dieses auch nur einmal vor der Keimung ein, so weiss man niemals gewiss, ob das Ausbleiben derselben nicht durch Erfrieren bedingt war.

Die Resultate, die ich nun in kürzester Form folgen lasse, sollen mehr dazu dienen, auf die Methode derartiger Untersuchungen aufmerksam zu machen, und sie an einigen Beispielen zu erläutern.

### III.

#### Aufsuehung der Minima und Maxima der Keimungs- Temperaturen.

##### Zea Maïs.

Es wurden hier wie bei den früheren Versuchen nur Körner eines Kolbens angewendet und aus der Mitte der Kolbenreihen genommen. Es wurde hier dieselbe Varietät wie bei den früheren Versuchen benutzt, nämlich Cinquantino.

- |      |          |        |      |      |      |      |     |         |   |
|------|----------|--------|------|------|------|------|-----|---------|---|
| I.   | 34 Tage: | Mittel | 5,4, | Max. | 6,   | Min. | 2,3 | Gr. R.: | sämmtliche Körner sind verdorben.   |
| II.  | 18 Tage: | „      | 5,5, | „    | 6,   | „    | 5   | Gr. R.: | haben nicht gekeimt.  |
| III. | 8 Tage:  | „      | 6,9, | „    | 8,   | „    | 5   | Gr. R.: | haben nicht gekeimt.  |
| IV.  | 19 Tage: | „      | 7,3, | „    | 8,5, | „    | 5,8 | Gr. R.: | von 10 Samen haben 5 gekeimt, die anderen sind verdorben; die längste Wurzel hatte 1,5 cm erreicht, die Plumula war noch nicht ausgetreten. |

Die niedrigste Keimungstemperatur liegt nach diesen Beobachtungen sicher oberhalb von  $6^{\circ}$  R., denn bei der langen Dauer von Versuch I trat  $6^{\circ}$  öfter auf, und wenn sechs Grad eine Keimungstemperatur für Maïs wäre, so hätte sich ein Zeichen der Keimung zeigen müssen. Dasselbe wird durch Versuch II bestätigt; denn wenn bei  $6^{\circ}$  Keimung stattfände, so hätte dies hier wenigstens durch die erste Regung der Keimwurzel sich zeigen müssen, da während 18 Tagen die Temperatur täglich mehrere Stunden bei  $6^{\circ}$  und sonst niemals tief unter  $6^{\circ}$  stand. Versuch III stimmt damit ebenfalls überein, denn hier tritt  $6,9^{\circ}$  sogar als Mittel auf und das Maximum steigt auf  $8^{\circ}$ ; wenn nun  $6^{\circ}$  eine Keimungstemperatur wäre, so würde bei  $6^{\circ}$  die Anregung stattgefunden haben, und der gelegentliche Eintritt von  $8^{\circ}$  hätte beschleunigend gewirkt. Endlich würde Versuch IV allein hinreichen, zu zeigen, dass der untere Nullpunkt für den Maïs oberhalb  $6^{\circ}$  liegen muss; denn hier war das Minimum der Temperatur  $6^{\circ}$ , die Zeit beinahe 3 Wochen;



wäre  $6^{\circ}$  eine Keimungstemperatur, so hätten die Grade 6, 7 und  $8^{\circ}$  binnen drei Wochen beschleunigend wirken müssen; der höchste Effekt bestand aber in einer Verlängerung einer einzigen Wurzel auf 1,5 cm; endlich zeigt das Verderben der Hälfte aller angewandten Samen, dass zwischen 6 und  $8^{\circ}$  die Keimung höchst unsicher ist, dass also nicht nur 6, sondern auch 7 und  $8^{\circ}$  sehr ungünstige Keimungstemperaturen sind. Demnach wird zwischen 6 und  $8,5^{\circ}$  der Nullpunkt liegen. Wenn man die Temperaturangaben der folgenden Tabelle betrachtet, so wird es sogar höchst wahrscheinlich, dass die niedrigste Keimungstemperatur, die bei Versuch IV offenbar gewirkt hat, noch oberhalb von  $7^{\circ}$  liegt.

Februar.	Zeit der gewöhnlichen Minima 8 h. a. m.	Zeit der Maxima ge- wöhnlich 4 h. p. m.
13		$7,3^{\circ}$ R.
14	$7,2^{\circ}$	$7,3^{\circ}$ „
15	$7,2^{\circ}$	$7,3^{\circ}$ „
16	$7,2^{\circ}$	$7,2^{\circ}$ „
17	$7,4^{\circ}$	$7,8^{\circ}$ „
18	$8,1^{\circ}$	$7,8^{\circ}$ „
19	$7,0^{\circ}$	$8,0^{\circ}$ „
20	$7,2^{\circ}$	$7,2^{\circ}$ „
21	$6,0^{\circ}$	$6,8^{\circ}$ „
22	$5,8^{\circ}$	$6,3^{\circ}$ „
23	$6,0^{\circ}$	$6,5^{\circ}$ „
24	$6,8^{\circ}$	$7,0^{\circ}$ „
25	$7,4^{\circ}$	$8,0^{\circ}$ „
26	$8,0^{\circ}$	$8,5^{\circ}$ „
27	$8,0^{\circ}$	$8,5^{\circ}$ „
28	$8,2^{\circ}$	$8,5^{\circ}$ „
März: 1	$7,8^{\circ}$	$7,8^{\circ}$ „
2	$7,5^{\circ}$	$7,0^{\circ}$ „
3	$7,8^{\circ}$	$7,8^{\circ}$ „
4	$8,0^{\circ}$	$8,5^{\circ}$ „

Die Tabelle zeigt, dass der grösste Theil der Versuchsdauer zwischen  $7^{\circ}$  und  $8^{\circ}$  stattfand; die Temperaturen unter  $7^{\circ}$  nehmen einen sehr kurzen Zeitraum ein und können um so weniger in Betracht kommen, als die Temperaturen über  $8^{\circ}$  eben so oft auftreten. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, dass die Minimumtemperatur zwischen  $7^{\circ}$  und  $8^{\circ}$  R. liegt, und wir können sie, um einen bestimmten Ausdruck zu haben, als  $7,5^{\circ}$  R. bezeichnen.

#### *Phaseolus multiflorus.*

Es wurden Samen derselben Varietät und Grösse wie bei den früheren Versuchen angewendet.

- I. 34 Tage: Mittel 5,4, Maximum 6, Minimum  $2,3^{\circ}$  R.; die Samen waren, ohne dass einer im Geringsten gekeimt hatte, verschimmelt.
- II. 19 Tage: Mittel 5,9, Maximum 6,5, Minimum  $5,0^{\circ}$  R.; nur einmal auf kurze Zeit  $7^{\circ}$  und einmal  $3^{\circ}$  R.; die Samen waren verfault.
- III. 18 Tage: Mittel 5,5, Maximum 6, Minimum  $5^{\circ}$  R.; nicht verdorben, aber auch nicht gekeimt.
- IV. 8 Tage: Mittel 6,9, Maximum 8, Minimum  $5^{\circ}$  R.; ebenso.
- V. 6 Tage: Mittel 7,5, Maximum 8, Minimum  $6,2^{\circ}$  R.; die Wurzel war eben ausgetreten; dieselben Samen, wieder an ihren Ort gebracht, trieben in den nächsten 6 Tagen (bei  $7,7^{\circ}$ ) 4 cm lange Wurzeln; es war kein Samen verdorben.

Nach diesen Versuchen liegt das Minimum der Keimungstemperatur der Schminkbohne jedenfalls über  $6^{\circ}$  R.; denn wäre  $6^{\circ}$  eine aktive Temperatur, so hätte bei Versuch II und III ein Zeichen von Keimung auftreten müssen, denn in beiden Fällen erreichte die Temperatur öfter  $6^{\circ}$  und hielt sich während langer Zeit immer in der Nähe dieses Grades. Die Vergleichung der Versuche IV und V berechtigt sogar zu der Annahme, dass die niedrigste Keimungstemperatur sehr nahe bei  $7^{\circ}$  liegt, dass sie wahrscheinlich höher als  $7^{\circ}$  ist; denn als sechs Tage lang die Temperatur zwischen  $7-8^{\circ}$  schwankte, wobei sie sich fast immer über  $7^{\circ}$  hielt, trat die Keimung mit grosser Entschiedenheit auf, als dagegen bei etwas längerer Dauer die Temperatur dasselbe Maximum erreichte, aber gewöhnlich um  $0,5^{\circ}$  R. niedriger stand als im Versuch IV, so trat kein Zeichen von Keimung ein. Würde nun der in Versuch V als thätige Keimungstemperatur angenommene Grad  $7,5^{\circ}$  über dem Minimum liegen, so hätte sich auch in IV ein Zeichen der Keimung zeigen müssen, was nicht erfolgte; demnach können wir  $7,5^{\circ}$  als diejenige Temperatur ansehen, welche nur wenig oberhalb des Nullpunktes liegt.

### Cucurbita Pepo.

(Eine grosssamige Varietät.)

- I. 18 Tage: Mittel 5,5, Maximum 6, Minimum  $5^{\circ}$  R.; verdorben.
- II. 8 Tage: Mittel 6,9, Maximum 8, Minimum  $5^{\circ}$  R.; verdorben.
- III. 15 Tage: Mittel 8,5, Maximum 11,4, Minimum  $6^{\circ}$  R.

Bei dem Versuch III betrug das Mittel der täglichen Maxima ungefähr  $10^{\circ}$ , demnach hatten die Samen 15 Tage lang täglich mehrere Stunden nahe  $10^{\circ}$  Temperatur; schon hieraus lässt sich vermuthen, dass die niedrigste Keimungstemperatur entweder sehr nahe unter oder noch über  $10^{\circ}$  R. liegt.

- IV. 15 Tage: Mittel 10,1, Maximum 11,4, Minimum  $8,7^{\circ}$ ; es keimten einige Samen; jedoch wurde die längste Wurzel nur 2,5 cm lang,

die Kotyledonen hatten sich noch nicht merklich vergrößert und steckten noch unter der Erde in der Samenschale.

Vergleicht man diesen Versuch mit dem vorigen, so bestätigt sich die Ansicht, dass das Minimum der Keimungstemperatur nahe bei  $10^{\circ}$  liegt. Denn während im vorigen Versuch keine Keimung eintrat, obgleich die Temperatur 15 Tage hindurch mehrere Stunde lang nahe bei  $10^{\circ}$  blieb, so finden wir im Versuch IV eine sehr geringe Wirkung eintreten, indem sich die Dauer derjenigen Zeit vermehrt, wo  $10^{\circ}$  Temperatur stattfindet, wie man aus der Erhöhung der Mitteltemperatur ersieht.

V. 12 Tage: Mittel  $11,8$ , Maximum  $13$ , Minimum  $11^{\circ}$  R. Hier fand keine Regung der Keime statt; es beweist dies, dass selbst die zwischen  $11$  und  $13^{\circ}$  liegenden Temperaturen entweder gar nicht, oder erst nach längerer Zeit wirken.

Dadurch wird aber die Annahme bestätigt, dass im vorigen Versuche die Keimung nicht durch die Mitteltemperatur  $10,1^{\circ}$ , sondern durch die Maxima  $11,4^{\circ}$  bewirkt wurde, und dass ferner  $11,4^{\circ}$  eine noch sehr ungünstige Temperatur sein muss, da im Versuch V dieselbe Temperatur ohne Wirkung blieb, obwohl sie durch öftere Erhöhung unterstützt wurde. Ich glaube daher, die niedrigste Keimungstemperatur des Kürbis auf höchstens  $11^{\circ}$  R. setzen zu dürfen.

Nach ähnlichen Betrachtungen glaube ich mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit den unteren Nullpunkt für unsere Eicheln auf mindestens  $8^{\circ}$  R. setzen zu dürfen; diesjährige Versuche machen es mir ebenso glaublich, dass die Wallnuss nicht unter  $10^{\circ}$  R. keimt. Die Keimung dieser Samen ist bei Temperaturen unter  $12^{\circ}$  so ausserordentlich langsam, dass es unmöglich scheint, ihren unteren Nullpunkt genau zu bestimmen.

Für die Samen von *Trifolium pratense*, *Medicago sativa*, *Ervum Lens.*; *Raphanus sativus*, *Brassica Napus oleifera*, *Brassica Rapa*, Winter- und Sommervarietäten von Weizen, Gerste und Roggen habe ich mir durch öfter wiederholte Versuche nur die Ueberzeugung verschaffen können, dass sie bei  $4^{\circ}$  R. noch sicher keimen, dass also ihr Nullpunkt unterhalb  $4^{\circ}$  liegt.

Für *Vicia Faba* und *Pisum sativum* liegt die niedrigste Keimungstemperatur nahe bei  $5^{\circ}$ , denn als die Temperatur im Mittel  $5,4^{\circ}$  betrug und zwischen  $6$  und  $2,3^{\circ}$  schwankte, trat die Keimung ausserordentlich langsam ein; sie brauchten über einen Monat, um  $4$  cm Wurzellänge zu erreichen.

Das Minimum für *Tropaeolum Majus* und *Helianthus annuus* scheint nahe bei  $6^{\circ}$  zu liegen, denn erst nach drei bis vier Wochen zeigten sich die ersten Anzeichen von Keimung, als die Mitteltemperatur nahe bei  $6^{\circ}$  lag und täglich bis gegen  $7^{\circ}$  stieg.

*Anethum graveolens* und *Daucus Carota* keimen wahrscheinlich noch unter  $4^{\circ}$  R., denn sie keimten noch ziemlich rasch bei Mittel  $4,8$  und Maximum  $7$ , Minimum  $2,3^{\circ}$ .



## Maxima der Keimungstemperatur.

*Zea Maïs*, *Phaseolus multiflorus* und *Cucurbita Pepo* keimten binnen 48 Stunden, als die Mitteltemperatur  $34^{\circ}$  R. betrug, das Maximum einige Stunden auf  $37^{\circ}$  R. verweilte und das Minimum nicht unter  $31^{\circ}$  fiel. Demnach liegt für diese Samen der obere Nullpunkt sicher über  $34^{\circ}$  R., und wahrscheinlich können sie noch bei  $37^{\circ}$  R. keimen.

Weizen (Wintervarietät) keimte nicht, wenn die Temperatur bis  $37^{\circ}$  stieg, er keimte aber bei einer Mitteltemperatur von  $30,6^{\circ}$ , wenn das Maximum nicht über  $34,5^{\circ}$  stieg; demnach liegt das Maximum der Keimungstemperatur noch über  $34^{\circ}$ .

Die Gerste verträgt keine so hohe Wärme. Wenn die mittlere Temperatur  $26,6^{\circ}$  war und das Maximum bis  $31,5^{\circ}$  stieg, verdarben die Körner, ohne zu keimen; wenn aber die Mitteltemperatur  $27^{\circ}$  R. betrug und das Maximum nur  $28,5^{\circ}$  war, so keimten sie; der Nullpunkt liegt also zwischen  $29$  und  $30^{\circ}$ .

Die Erbsen keimten noch sehr kräftig, als die mittlere Temperatur  $30,6^{\circ}$  war und das Maximum  $34^{\circ}$  erreichte; demnach liegt der Nullpunkt über  $34^{\circ}$ . Ebenso verhielten sich die Samen der Sonnenrose.

In der folgenden Uebersicht stelle ich für einige hier untersuchte Samen die drei fixen Punkte, nämlich das Minimum, das Maximum und das Optimum der Keimungstemperaturen zusammen, aber mit dem ausdrücklichen Zusatze, dass es nur Näherungswerthe sind.

	Minimum.	Optimum.	Maximum.
<i>Zea Maïs</i> . . . .	7,5 Gr. R.	27 Gr. R.	37 Gr. R.
<i>Phaseolus multiflorus</i>	7,5 „	27 „	37 „
<i>Cucurbita Pepo</i> . .	11 „	27 „	37 „
Weizen . . . . .	4 „	23 „	34 „
Gerste . . . . .	4 „	23 „	30 „

Selbst wenn wir bei allen diesen Zahlen einen Irrthum von einigen Graden zugeben, so lässt sich dennoch eine gewisse Gesetzmässigkeit in ihnen nicht verkennen: es zeigt sich, dass wenn der untere Nullpunkt hoch liegt, so liegt auch das Optimum und das Maximum hoch; wenn der untere Nullpunkt tief liegt, so rückt auch jeder der beiden anderen fixen Punkte tiefer. Ferner liegen zwischen dem Minimum und dem Optimum ungefähr doppelt so viel Grade, als zwischen diesem und dem Maximum; endlich gehören die hohen Nullpunkte und Optima den südlichen Arten der kleinen Tabelle, die niederen den nördlichen Species an.

## IV.

## Abhängigkeit der weiteren Entwicklung von der Temperatur.

In Bezug auf die weitere Entwicklung der Keimpflanze, namentlich was die Entfaltung der oberirdischen Keimtheile betrifft, verhalten sich die Temperaturen in der Nähe des unteren Nullpunktes wesentlich anders als in der Nähe des Maximums. Um diese Unterschiede jedoch richtig aufzufassen, ist es nöthig, zwischen den Keimpflanzen selbst zu unterscheiden. Wenn kleine Samen, wie die unserer Cruciferen und Cerealien, in der Nähe ihres unteren Nullpunktes angefangen haben zu keimen, so sind sie auch im Stande, bei diesen niederen Temperaturen ( $4-6^{\circ}$  R.) sämtliche Keimtheile zur vollständigen Entfaltung zu bringen; ist dieses aber erreicht, so wachsen sie bei jener niederen Temperatur nicht weiter.

Wenn dagegen grosse Samen, wie Mais, Bohne, Kürbis, Saubohne, bei Temperaturen angefangen haben zu keimen, welche ihrem Minimum sehr nahe sind (bei  $8$  bis  $11^{\circ}$ ), so entfalten sich die Keimtheile nur unvollständig; es entwickelt sich das primordiale<sup>1)</sup> Wurzelsystem, dagegen entfalten sich die Primordialblätter nicht, oder sie bleiben in abnormer Weise klein und nehmen ihre normalen Richtungen nicht an. Wenn dagegen die Temperatur um  $4-5^{\circ}$  über das Minimum steigt, so findet die Entfaltung der genannten Theile in einigen Tagen statt; dann tritt jedoch ein Stillstand ein, der an und für sich in der Entwicklung begründet ist, nämlich die Pause zwischen beendeter Keimung und beginnender Vegetation. Diese Pause, welche unter günstigen Umständen ( $15-20^{\circ}$ ) nur einige Tage dauert, verlängert sich aber gewissermassen in's Unendliche, wenn die Temperatur nicht abermals um mehrere

---

<sup>1)</sup> So möchte ich dasjenige Wurzelsystem nennen, welches sich auf Kosten der Samenstoffe entwickelt und schon vollständig vorhanden ist, bevor irgend eine Bildung neuer, nicht zur Keimpflanze gehöriger Theile eintritt. Wenn die merkwürdige Pause zwischen dem Ende der Keimung und dem Beginn der Vegetation eintritt, so ist das primordiale Wurzelsystem bereits ganz fertig: es ist dadurch ausgezeichnet, dass die einzelnen Wurzeln sehr regelmässige Stellungen zeigen. Nach dem Beginn der Vegetation bilden sich dann neue Wurzeln, welche in ziemlich unregelmässiger Folge oft an beliebigen Stellen der früheren hervorkommen. Bei dem Mais ist das primordiale Wurzelsystem sehr scharf von dem der Vegetationszeit angehörenden Systeme geschieden; die vollendete Keimpflanze besitzt an der langen, starken Keimwurzel I. Ordnung eine sehr grosse Zahl Nebenwurzeln (in 6 Reihen?) von begrenztem Wachsthum. Bei beginnender Vegetation entwickeln sich starke und zahlreiche Nebenwurzeln an den ersten Knoten; bei überhand nehmender Entwicklung dieser verliert das primordiale System seine Bedeutung, mit dem Schildchen und dem ersten Internodium zusammen erscheint es später als ein unthätiges kleines Anhängsel der mächtig gewordenen Pflanze.

Grade steigt. Der Mais keimt, wie wir oben mit ziemlicher Genauigkeit bestimmten, bei  $7,5^{\circ}$ ; bleibt diese Temperatur stationär, so entwickelt sich das primordiale Wurzelsystem sehr langsam, aber das erste Primordialblatt (das erste Laubblatt des Keims) entfaltet sich nicht, wenn die Pflanze auch Wochen lang steht; erhöht sich die Wärme auf  $7,5 + 4 = 11,5^{\circ}$ ; so kommen die beiden ersten Laubblätter zur vollständigen Ausbildung, jedoch sehr langsam; dann tritt abermals ein Stillstand ein, den man beliebig lange festhalten kann, wenn die Temperatur nicht erhöht wird; tritt nun abermals eine Erhöhung um etwa  $4^{\circ}$  ein, d. h. steigt die Temperatur auf  $15^{\circ}$ , so beginnt die Entfaltung neuer Blätter und neuer Wurzeln, welche nicht mehr zur Keimperiode gehören. Ganz ähnliche Verhältnisse beobachtet man bei dem Kürbis, der Bohne und Saubohne; ich hatte diesen Winter von Neuem Gelegenheit, mich davon zu überzeugen, dass der Eintritt der Vegetationsperiode niemals erfolgt, wenn nicht eine Erhöhung der Temperatur eintritt. Im November 1859 hatte ich *Phaseolus* und *Faba* keimen lassen; die Temperatur des Zimmers, worin sie standen, stieg niemals über  $12^{\circ}$  R. Die Bohnen entfalteten ihre Primordialblätter vollständig, entwickelten aber binnen vier Monaten nicht ein einziges neues Blatt; die Keimpflanzen waren in einem stationären Zustande; die Saubohnen dagegen, deren unterer Nullpunkt ungefähr bei  $4^{\circ}$  liegt, entfalteten ihre sämtlichen Keimtheile, d. h. vier zweifedrige Laubblätter, dann hörten sie ebenfalls auf zu wachsen. Eine Erhöhung der Temperatur um  $3-4^{\circ}$  R. hätte beide Pflanzen in kurzer Zeit zur Bildung neuer Blätter gebracht, es wäre nach beendigter Keimung die Vegetation eingetreten.

Diese Thatfachen, die man unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht leicht verfolgen kann, liefern den Beweis, dass die folgenden Entwicklungsstadien höhere Temperaturen brauchen, d. h. jede folgende Phase hat ihr besonderes Temperaturminimum oder ihren eigenen Nullpunkt, und zwar mit der Eigenthümlichkeit, dass der Nullpunkt für jede folgende Phase um einige Grade höher liegt.

Ganz anders verhält sich der Gang der weiteren Entwicklung in der Nähe des oberen Nullpunktes. Die Entfaltung sämtlicher Keimtheile findet in raseher Folge statt, die Pause vor Eintritt der Vegetation geht bald vorüber, die Entwicklung neuer, nicht mehr zur Keimung gehöriger Theile, schliesst sich an die Ausbildung der letzten Keimgebilde an. Hier bedarf es also keiner beständigen Erhöhung um einige Grade oder etwa einer beständigen Verminderung, um den Fortgang der Entwicklung zu sichern; die Ursache dafür liegt einfach in dem Umstande, dass die Temperaturen in der Nähe des oberen Nullpunktes der Keimung auch zugleich dem Temperaturmaximum, welches bei Entfaltung der späteren Theile einen zweiten oberen Nullpunkt vorstellt, nahe liegen. Bei den grossen Samen wird die Pause bei raschem Verlauf der Entwicklung fast unmerklich, weil hier während



der Entfaltung der Primordialtheile die Anlage der ersten Neubildungen soweit fortschreitet, dass, wenn jene fertig sind, diese sogleich in die Reihe der sich entfaltenden Theile mit eintreten. Bei den kleinen Samen bleibt dagegen auch in der Nähe des oberen Nullpunktes die Pause zwischen Keimung und Vegetation sehr merklich, denn bei den meisten kleinen Samen liegt zwischen den Kotyledonen eine nackte Terminalknospe oder eine solche mit sehr kleinen Anlagen von Blättern; da nun die Streckung des Keimstengels, die Entfaltung der Kotyledonen (besonders da, wo sie blattartig werden) in rascher Folge verläuft, so fällt es um so mehr auf, wenn nun längere Zeit vergeht, bis ein neues Blatt zur Entfaltung gelangt. Der Kürbis nähert sich in dieser Hinsicht den kleinen Samen<sup>1)</sup>.

Die Betrachtung der Vorgänge nahe bei dem Temperaturminimum der Keimung hatte gezeigt, dass die Entwicklung nur dann fortschreitet, wenn von dem unteren Nullpunkt ausgehend, die Temperatur beständig und ziemlich rasch zunimmt, mit anderen Worten, es zeigte sich, dass es nicht nur für die Keimung einen untern Nullpunkt giebt, sondern auch für den Eintritt der Vegetation, und dass der Vegetationsnullpunkt um mehrere Grade höher liegt als der erstere. Für den Eintritt der Blütenperiode scheint dagegen eine Verminderung des Temperaturmaximums der Vegetation nöthig zu sein. Man weiss, dass unsere Getreidearten in heissen, feuchten Gegenden nicht zur Blüthe kommen, sondern fortfahren, zu vegetiren, dass sich in den tropischen Gegenden die Kultur derselben auf die kühleren Hochebenen beschränkt. Es zeigt dies, dass der Eintritt der Blüthe und Fruchtbildung nicht erfolgt, wenn die Temperatur ein Maximum übersteigt; merkwürdig ist hierbei der Umstand, dass das Maximum für die eigentlichen Vegetationsprozesse, für Stamm- und Blattbildung höher liegt als für die Ausbildung der Blüthe. Es wäre interessant zu untersuchen, ob der Eintritt der Blüthezeit bei manchen unserer einheimischen Pflanzen im Herbst von der Temperaturabnahme bedingt wird; die blosse Thatsache an sich gestattet nicht, diesen Zusammenhang ohne Weiteres zu statuiren; man müsste durch besondere Versuche sich überzeugen, ob z. B. die Herbstzeitlose dadurch am Blühen verhindert würde, dass man sie vor Eintritt ihrer Blütenperiode einer Temperatur aussetzte, welche der höchsten Sommertemperatur wenigstens gleich wäre.

Das Erscheinen der Blüten von *Galanthus*, *Crocus*, *Cornus mascula* u. s. w. während der ersten Frühlingstage, wo die Temperaturmaxima noch sehr gering sind, beweist ebenfalls noch nicht, dass höhere Temperaturen diesen Prozess verhindern würden; es beweist aber, dass der untere Nullpunkt für diese Blütenentfaltungen sehr tief liegt.

<sup>1)</sup> Meine späteren Untersuchungen über Keimung und Assimilation lassen keinen Zweifel, dass die erwähnte Pause von dem Mangel an Baustoffen herrührt: die Reservestoffe sind während der Keimung verbraucht, neue Baustoffe durch Assimilation aber noch nicht gebildet. Zusatz 1892.

Wenn wir den Keimungsprozess, die Bildung der Blätter, das Blühen und das Reifen der Früchte in Bezug auf die Temperatur derjenigen Zeiten, wo diese Prozesse im Freien gewöhnlich eintreten, betrachten, so kommt man zu einer physiologisch merkwürdigen Folgerung. Es zeigt sich, dass das Keimen und die Blüthenentfaltung sehr häufig bei niederen Temperaturen eintreten, die völlige Ausbildung der Blätter und der Früchte aber fast immer an höhere Temperaturen gebunden erscheint. Dieser Unterschied fällt freilich ganz hinweg bei solchen Pflanzen, wo die Blüthen einzeln und nach und nach neben der Blattbildung auftreten. Wo dagegen ein abgeschlossener Blüthenstand nach vollendeter Blattbildung sich rasch entfaltet, da lässt sich im gewöhnlichen Lauf der Dinge eine gewisse Beziehung zu der Temperatur kaum verkennen.

Die Entfaltung der Blüthen während der ersten noch kalten Frühjahrs-tage, selbst da, wo durch den Mangel an Insolation die täglichen Maxima nicht über 8 bis 10° R. gehen (z. B. *Hepatica*, *Galanthus*, *Daphne*), findet nur bei solchen statt, wo die Blüthentheile, schon im vorhergehenden Jahre ausgebildet, im Knospenzustande überwintern, wo zugleich im vorhergehenden Jahre assimilirte Nahrungsstoffe angehäuft wurden. Dadurch wird die Entfaltung jener Blüthen der Entfaltung der Keimtheile ähnlich, in beiden Fällen sind es nicht Neubildungen, sondern schon vorhandene Organe, in beiden Fällen brauchen die nöthigen Stoffe nicht erst gebildet zu werden, sie finden sich bereits im assimilirten Zustande vor. Ganz anders ist es bei der Ausbildung der Blätter und Früchte derselben Pflanzen. Obwohl die ersteren schon in der Knospe angelegt sind, so ist ihre vollständige Ausbildung doch immer mit Neubildung einzelner Theile verknüpft. Es liegt daher die Annahme sehr nahe, dass bei niederen Temperaturen im Allgemeinen nur Entfaltungen schon gebildeter Theile möglich sind, dass dagegen die Neubildung von Organen und noch mehr die Assimilation neuer Nahrungsstoffe<sup>1)</sup> nur bei höheren Temperaturen möglich ist. Die Keimung und die Entfaltung der in den ersten Frühlingstagen auftretenden Blüthen stimmen auch darin überein, dass beide Prozesse nicht wesentlich vom Licht abhängen, sie können im Dunkeln eintreten, beide Prozesse sind mit Aufnahme von Sauerstoff und Aushauchung von Kohlensäure verbunden. So sehen wir, dass die Ausbildung der Blätter und ihre assimilirende Thätigkeit an die höheren Temperaturen und die Zeiten der stärksten Beleuchtung gebunden sind, während die Keimung und Blüthenentfaltung, welche auf Kosten jener assimilirten Stoffe stattfinden, beides mehr oder weniger entbehren können<sup>2)</sup>.

1) Spätere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass die Zersetzung der Kohlensäure auch bei niederen Temperaturen über 0° noch ziemlich kräftig ist. Zusatz 1892.

2) Die Betrachtungen auf den drei letzten Seiten habe ich hier nur deshalb mit aufgenommen, weil sie biologische Fragen anregen; bei dem jetzt fortgeschrittenen

## V.

## Historisches.

Der erste, welcher es versuchte, eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Temperatur und der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen auf numerischem Wege auszudrücken, scheint Adanson gewesen zu sein. „Er hatte angenommen, die Zeit des Ausschlagens der Knospen werde durch die Gesamtzahl der Grade mittlerer Tageswärme bestimmt, welche, vom Jahresanfang an gerechnet, zusammenkommen“ (Pyrame De Candolle, Pflanzen-Physiologie, von Röper übersetzt, S. 432); dieser Gedanke hat sich mit geringen Modifikationen bis auf die neueste Zeit erhalten, während jede neue Untersuchung des Gegenstandes ihn als haltlos und unrichtig darstellen musste. Bereits Senebier, der Adanson ebenfalls citirt, erklärte sich dagegen; de Candolle, auf eine ausgezeichnete Reihe von Versuchen an Kastanienbäumen, von Rigaud Martin und Theodor Paul, gestützt, unterzog mit Hilfe der ihm vorliegenden Zahlen das Adanson'sche Gesetz einer eingehenden und geschickten Diskussion, kam aber zu dem Resultat, „er glaube, dass Adanson's Hypothese, mag man sie nun auffassen, von welchem Gesichtspunkt man wolle, nicht mit den Thatsachen übereinstimmt“ (S. 432). Eine gewichtige Bestätigung und eine überraschende Verallgemeinerung schien später die Adanson'sche Ansicht zu finden, als Boussingault (Landwirthschaft in ihrer Beziehung zur Chemie, Physiologie und Meteorologie, 1845. II. Band. S. 436. Uebers. von Gräger) bei Vergleichung der Mitteltemperaturen und Erntezeiten der Cerealien in nördlichen und südlichen, hohen und niederen Gegenden, die Bemerkung machte, dass die Produkte aus den Vegetationszeiten in die Mitteltemperaturen derselben für jede Species eine beinahe konstante Grösse sind, wie verschieden auch die Temperaturen an und für sich sein mögen. Aus dieser jedenfalls sehr merkwürdigen Thatsache ging unmittelbar der Schluss hervor, den Boussingault auch zog, dass nämlich die Vegetations-Geschwindigkeit den mittleren Temperaturen proportional sei, oder mit anderen Worten, dass die Vegetationsdauer einer Species der herrschenden Mitteltemperatur dieser Zeit umgekehrt proportional sei. Indessen zeigten schon die von Boussingault selbst angegebenen Zahlen so bedeutende Abweichungen für eine Species, dass man, selbst wenn den unvermeidlichen Ungenauigkeiten Rechnung getragen wurde, daran hätte zweifeln müssen, ob es rathsam sei, ein so höchst wichtiges, man darf sagen, ein so wunderbares Naturgesetz aus Zahlen abzuleiten, welche auf ungenauen Daten beruhen. Es scheint weder bei der Adanson'schen, noch bei der Boussingault'schen Fassung des Gesetzes Jemandem aufgefallen zu sein, wie viel Wunder-

---

Zustände der Pflanzenphysiologie müssen neue, sehr ausgedehnte Untersuchungen zu ihrer Entscheidung gemacht werden. Zusatz 1892.



bares, ja Ungereimtes dasselbe ausspricht, indem es eine Reihe organischer Prozesse, die unter sich verschieden sind, in einander eingreifen und von einer grossen Zahl äusserer Umstände beeinflusst werden, einfach proportional setzt einem einzigen dieser äusseren Umstände. Diese Proportionalität, wenn sie bestände, wäre der wunderbarste Zufall, den die Wissenschaft kennt, um so wunderbarer wegen seiner unendlichen Allgemeinheit; denn, um nur einen Punkt hervorzuheben, wenn jene Proportionalität der Vegetationszeit zur Temperatur bestände, so würde unmittelbar daraus folgen, entweder, dass alle andern Einflüsse als Null zu bezeichnen sind, oder aber dass eine unbegreifliche Kompensation zwischen ihnen und den Temperaturschwankungen stattfände. Wenn es sich, was freilich nicht zu erwarten ist, durch genaue Beobachtungen bestätigen sollte, dass irgend ein Vegetationsprozess der Temperatur proportional sei, so müsste man dieses Ergebniss als ein völlig unbegreifliches, als ein wahres Wunder betrachten. Diese Betrachtungen hätten genügen können, den ganzen Standpunkt der Untersuchung zu ändern. Aber der Gedanke, dass das Produkt aus Temperatur und Vegetationszeit eine konstante Grösse sein müsse, wurde wie ein Axiom angenommen. Es tritt dies nirgends deutlicher hervor, als in den Bestrebungen von Alphons de Candolle und von Quetelet. Die Aenderungen, welche von diesen beiden Männern vorgeschlagen wurden, sind nicht hervorgegangen aus einem Bedenken darüber, ob überhaupt eine einfache Beziehung zwischen Temperatur und Zeit der Vegetation denkbar sei, sondern sie nahmen diesen Gedanken als eine sich von selbst verstehende Sache an und suchten nur einen genaueren Ausdruck für die Beobachtungen zu finden, unter der Voraussetzung, dass dieser dann die einfache Gestalt des hypothetischen Gesetzes klar zeigen müsse.

Die Beobachtung zeigte, dass die Abweichungen von dem Boussingault'schen Gesetze selbst wieder einem gewissen Gesetz zu unterliegen scheinen, es ergab sich, dass, wenn die Temperatur fällt, die Vegetationszeit nicht im einfachen proportionalen Verhältniss steigt, sondern dass die Zunahme der Zeit bedeutend stärker ist, als der Proportion entspricht. Quetelet setzte daher die Vegetationszeiten den Quadraten der Temperatur umgekehrt proportional und erhielt so Ausdrücke, die unter sich nach verschiedenen Beobachtungen gut übereinstimmten. Wenn diese Uebereinstimmung in der That auch dann stattfände, wenn die äusseren Bedingungen grossen Schwankungen unterliegen, so müsste man hier abermals etwas ebenso Unerklärliches finden, wie oben; denn auch das Quetelet'sche Gesetz unterliegt den Folgerungen, die ich oben andeutete. Man wird zugeben, dass eine Keimwurzel, die sich im Boden entwickelt, einer viel genaueren Temperaturbeobachtung und noch mehr einer genauen Messung fähig ist, als die Entfaltung von Knospen, wo weder der Anfang, noch das Ende der Beobachtungszeit objektiv festgestellt werden kann. Nun haben aber meine Beobachtungen zu dem Resultate

geführt, dass es eine Temperatur der raschesten Entwicklung giebt, dass die Temperaturen oberhalb und unterhalb dieses Punktes die Entwicklung verlangsamen; diese einfache Thatsache genügt, um jeden Gedanken an eine Proportionalität, ob einfach, ob im quadrirten Verhältniss, zurückzuweisen. Die Entwicklungsgeschwindigkeit eines in sich sehr gleichförmigen Organes, wie die Keimwurzel, lässt sich graphisch als eine Kurve darstellen, die an beiden Seiten zur Abscisse zurückkehrt, deren beide Aeste rechts und links von dem höchsten Punkte ungleich sind; es ist ungereimt, unter diesen Umständen die Abscissen (Temperaturen) den Geschwindigkeits-Ordinaten (Wurzellängen gleicher Zeiten) proportional setzen zu wollen. Wenn man nun ausserdem bedenkt, dass unsere obigen Untersuchungen gezeigt haben, dass bei gleichen Temperaturen die Streckungsgeschwindigkeit sich ändert, je nachdem dasselbe Organ jünger oder älter ist, so folgt, dass die Wirkung eines bestimmten Temperaturgrades keine bestimmte ist; dass nicht nur dieselbe Temperatur auf verschiedene Pflanzen, sondern auf einen gleichförmigen Prozess des Organes einer und derselben Pflanze verschieden wirkt. Es ist durchaus unmöglich, diese Thatsachen mit dem Boussingault'schen Ausdruck zu vereinigen.

Alphons de Candolle legte mehr als seine Vorgänger Gewicht auf diejenigen Umstände, welche neben der Temperatur die Vegetationsgeschwindigkeit beeinflussen. Er machte sich von der Ansicht frei, die Temperatureffekte den Mitteltemperaturen schlechthin zuzuschreiben, worin ihm sein Vater (in der oben genannten Arbeit) schon vorangegangen war. Dieser hatte bereits den Gedanken, die Mitteltemperaturen, in so fern sie auf Vegetationsvorgänge zu beziehen sind, von den Graden unter dem Eispunkt zu befreien. Alphons that einen Schritt weiter, indem er nur diejenigen Temperaturen auf die Vegetation bezogen wissen will, welche von dem specifischen Nullpunkt aufwärts liegen. Dass aber jede einzelne Entwicklungsphase ihren besonderen Nullpunkt hat, war ihm noch unbekannt. Der Standpunkt von Alphons de Candolle ist besonders in der folgenden Stelle sehr klar bezeichnet, die sich in der *Bibliothèque universelle de Genève*, Mars 1850, findet und in der *Bot. Zeitung* 1850, S. 802, von K. M. ausgezogen ist: „Ich habe mit vielen Physiologen den Fehler getheilt, die Pflanze als eine Art Thermometer zu betrachten. Dies ist ein falscher Vergleich, welcher zu Irrthümern führt. Ich wiederhole: Die Erniedrigung der Temperatur zerstört nicht den Einfluss einer vorhergegangenen höheren Temperatur. Beim Thermometer fällt und steigt die Quecksilbersäule, dagegen schreitet die Pflanze immer vorwärts. Das Mittel von Thermometer-Veränderungen, welches man immer auf Vegetationserscheinungen anwendet, entspricht keinem Vorgange im Pflanzenleben; denn die Keime treten nicht in den Samen zurück, eben so wenig die Blätter in die Knospen, wenn Frost auf die Wärme folgt. Um ganz wahr zu sein, muss man die Pflanze einer Maschine vergleichen, die ihre Arbeit im Verhältniss zu dem

von der Wärme und den chemischen Strahlen wirkenden Impulse verriichtet. Reicht die Kraft des Impulses nicht aus, um die Maschine in Bewegung zu setzen, so bleibt sie ganz stehen, ist das Produkt der frühreren Arbeit aber einmal da, und beginnt ein neuer Impuls, so fügt sich ein neues Produkt zum alten; daher die Nothwendigkeit, die Temperaturen über Null nicht zu übersehen, denn wir sind gewiss, dass die Pflanzenmaschine unter diesem Punkte stillsteht. Daher auch der Nutzen, zu untersuchen, ob manche Pflanzen ihre Funktionen bei Temperaturen von  $+1^{\circ} + 2^{\circ}$  u. s. w. nicht ganz aufgeben, wie die nördlichen Grenzen der Pflanzen und die tägliche Beobachtung mir anzudeuten scheint.“ Wir wissen jetzt, dass manche Keime erst bei etwa  $3^{\circ}$  R., andere bei 7, noch andere bei  $11^{\circ}$  R. anfangen sich zu regen. Wäre de Candolle noch den einen Schritt weiter gegangen, nicht nur für die erste Regung eines Keimes oder einer Knospe, sondern auch für die folgenden Bildungsprozesse bestimmte Minima oder Nullpunkte anzunehmen, so wäre er auch zu der Ansicht gelangt, dass selbst bei Berücksichtigung der unteren Nullpunkte die Mitteltemperatur keinen Massstab für die Entwicklungsgeschwindigkeit giebt. Wenn man sich mit de Candolle's Einschränkungen genügen liesse, so müsste der Mais und der Kürbis bei einer mittleren Temperatur von  $12^{\circ}$  R. wachsen können, denn der Nullpunkt der Keimung liegt bei jenem bei 7,5, bei diesem bei  $11^{\circ}$ . Aber bei  $12^{\circ}$  R. findet zwar Keimung statt, die Vegetation selbst beginnt jedoch bei dieser Temperatur nicht. Hätte Alphons de Candolle seinen geistreichen Vergleich der Pflanze mit einer Maschine etwas strenger durchdacht, so würde er gefunden haben, dass auch bei einer solchen die Leistung niemals proportional ist den von aussen auf sie einwirkenden Kräften, auch wenn man diejenigen Intensitäten der letzteren ausser Rechnung bringt, welche überhaupt keine Leistung veranlassen. So kommt es, dass Alphons de Candolle in seinem durch so viel Scharfsinn ausgezeichneten Werke, der *Géographie botanique*, die von Adanson, Bous-singault und Quetelet aufgestellte Beziehung zwischen Temperatur und Vegetation dennoch beibehält; er geht soweit, die Insolation durch eine Aequivalentzahl von Temperaturgraden auszudrücken<sup>1)</sup>, um so dem hypothetischen Gesetze erfahrungsmässig näher zu kommen; wo liegt aber irgend ein Grund zu der Annahme, dass die Strahlung auf die Pflanze nur in so fern wirkt, als sie im Stande ist, unter besonderen Umständen die Temperatur eines Körpers zu erhöhen?

Es ist möglich, dass sich aus der Vergleichung der Temperaturmittel und Vegetationserscheinungen bestimmter Orte Gesetze ableiten lassen, aber so lange man nicht im Stande ist, die Temperaturwirkungen von dem gleichzeitigen Lichteinfluss und der Feuchtigkeit unabhängig darzustellen, was

1) *Géogr. bot.* Tome I. p. 25.



durch Beobachtung im Freien nicht möglich ist, so lange werden jene Gesetze keine physiologischen sein. Handelt es sich aber um den physiologischen Zusammenhang der Temperatur und der einzelnen Vegetationsprozesse, so können die Mitteltemperaturen, wie sie durch Beobachtungen im Freien zu gewinnen sind, nicht leicht zur Entdeckung der wahren Verhältnisse führen. So lange wir nicht wissen, welche Wirkung jeder einzelne Temperaturgrad, konstant gedacht, auf einen bestimmten Entwicklungsprozess ausübt, so lange sind wir auch nicht berechtigt, aus Mitteltemperaturen ohne Weiteres Schlüsse auf physiologische Prozesse zu ziehen.

## VI.

Ueber einen kurzen Ausdruck zur Darstellung der erfahrungsmässigen Beziehung der Temperatur auf die Vegetation.

Da wir uns nun entschliessen müssen, einzugestehen, dass uns der gesetzmässige Zusammenhang zwischen Temperatur und physiologischen Prozessen noch völlig unbekannt ist, da wir kein Recht haben, das Produkt der Temperatur in die Zeit oder in die Quadratwurzel derselben als einen naturgemässen Ausdruck jenes Gesetzes zu betrachten, so bleibt nur ein Weg übrig, der zum Ziele führen kann; man wird sich einstweilen damit begnügen müssen, für die einzelnen Vegetationsphasen die drei fixen Punkte aufzusuchen, nämlich für jede einzelne Phase den unteren und den oberen Nullpunkt und die Temperatur der raschesten Entwicklung. Je mehr einzelne Phasen man unterscheidet, desto mehr einzelne Beziehungen wird man auffinden und um so eher hoffen dürfen, das Gesetz zu finden, wonach die einzelnen physiologischen Prozesse von der Temperatur abhängen. Eine solche Untersuchung liefert natürlich für jede Species viele Zahlen, und es wird dann wünschenswerth, dieselben in leicht übersichtlicher Weise zu ordnen.

Denken wir uns z. B. die einzelnen Entwicklungszustände durch Buchstaben bezeichnet, die Gesamtheit der Keimungszustände durch K, den ganzen Komplex der Vegetationsprozesse zwischen dem Ende der Keimung und dem Anfang der Blüthe durch V; ebenso die Blüthenphase durch B, endlich die Zeit der Fruchtbildung und Reife durch F. Um nun die durch Untersuchungen festgesetzten Temperaturen der fixen Punkte übersichtlich darzustellen, kann man die jedesmalige Maximumtemperatur oben, gewissermassen wie einen Exponenten, hinsetzen, ebenso die Minimumtemperatur untenhin und die Temperatur der raschesten Entwicklung in die Mitte. So könnte man z. B. für den Mais die drei fixen Punkte der Keimungstemperatur durch den Ausdruck  $K_{27,5}^{37^{\circ}}$  bezeichnen; für den Weizen hätten wir

dagegen  $K_{23}^{34^{\circ}}$  Um nun in diesem Ausdrucke noch anzudeuten, dass die

Keimung ihr Ende nur dann erreicht, wenn sich der untere Nullpunkt um etwa  $4^0$  R. erhöht, so kann dies durch Zusatz dieser Zahl in Klammer geschehen, z. B. Mais  $K_{7,5(+4)}^{37^0}$  für den Weizen  $K_{4(+4)}^{34^0}$ . Angenommen, wir

wüssten genau, dass die Vegetation des Mais nicht eintritt, wenn die Temperatur nicht wenigstens auf  $15^0$  R. steigt, wir wüssten, dass dieselbe oberhalb  $35^0$  nicht eintreten würde, endlich angenommen, die Vegetation des Mais nehme ihren raschesten Verlauf bei  $25^0$  R., so hätten wir  $V_{15}^{35^0}$

Um nicht Fiktionen zu häufen, möge der anzustrebende Ausdruck allgemein bezeichnet werden; wir würden für jede Pflanze folgende Punkte zu bestimmen haben:

$$K_{\substack{y \\ z(+d)}}^x \quad V_{\substack{y' \\ z'}}^{x'} \quad B_{\substack{y'' \\ z''}}^{x''} \quad F_{\substack{y''' \\ z'''}}^{x'''}$$

wobei jedes  $x$  für die zugehörige Phase das Maximum der Temperatur, jedes  $y$  das betreffende Optimum<sup>1)</sup>, jedes  $z$  das Minimum für den Eintritt der Phase bezeichnet.

Um nur einige sehr nahe liegende Vorthelle zu nennen, die aus einer solchen Bestimmung hervorgehen würden, möchte ich darauf hinweisen, dass man so für jede einzelne Pflanze die gegenseitige Beziehung der  $x$ ,  $x'$  u. s. w., die der  $y$ ,  $y'$  u. s. w., die der  $z$ ,  $z'$  u. s. w. anschaulich machen und mit denen anderer Gattungen vergleichen könnten. Wir wissen bereits aus Abschnitt IV., dass für den Mais, den Weizen, die Bohne, Gerste u. s. w.  $z' > z$ , das sogar  $z' > z + d$ ; es fragt sich nun, ob  $z'' > z'$ , oder ob  $z'' < z'$  sein wird. Für die Daphne, Galanthus, Hepatiea können wir als ausgemacht annehmen, dass  $z'' < z'$ , es ist sogar wahrscheinlich, dass  $z' > z'' < z'''$  sein wird. Von besonderem Interesse wäre es, zu wissen, in welchem Verhältniss bei den Kulturpflanzen besonders  $y$  zu  $y'$  zu  $y''$  und zu  $y'''$  stehen.

Nehmen wir an, dass alle Zahlenwerthe des obigen Schema's bekannt sind, so lässt sich daraus unmittelbar bestimmen, ob ein bestimmtes Klima die nöthigen Bedingungen für die betreffende Pflanze darbietet. Die Zeitangaben würden hierbei ebenso im Einzelnen zu machen sein; es müsste für

---

1) Der Ausdruck „Optimum“ der Temperatur der Keimung, der Vegetation u. s. w. wurde bei dieser Gelegenheit von mir zuerst eingeführt und ist gegenwärtig, wie ich sehe, auf verschiedenen Gebieten der Natnrwissenschaft in Gebrauch. Vielfach bin ich indessen einer unrichtigen Anwendung des Wortes begegnet; ich bemerke daher, dass das Temperatur-Optimum das Maximum der Wachstums-Geschwindigkeit verursacht, dass ebenso durch das Lichtoptimum die maximale Kohlensäurezersetzung hervorgerufen wird. Ueberall, wo sich physiologische Wirkungen durch eine zur Abcissenachse zurückkehrende Kurve darstellen lassen, bedeutet Optimum denjenigen Punkt der Abcisse, an welchem die maximale (höchste) Ordinate steht. Zusatz 1892.

jedes  $x$ ,  $y$ ,  $z$  diejenige Zeit aufgesucht werden, die zum vollständigen Verlauf der Phasen K, V, B und F nöthig ist.

Sind alle diese Daten bekannt, so kann man dann hoffen, das Gesetz zu finden, wonach Temperatur und Vegetation einer Species zusammenhängen, jenes Schema selbst soll nur dazu dienen, die gewonnenen Zahlen übersichtlich zu ordnen. Ohne Weiteres würde man aus den bekannten Daten die Frage beantworten können, welches für die betreffende Pflanze die kürzeste Vegetationszeit ist, eine Frage, die sich ohne jene Gliederung des Ausdruckes nicht beantworten lässt, die aber in theoretischer Hinsicht viel Interessantes bietet.

Ich habe übrigens diese ganze Betrachtung nur darum der vorliegenden Arbeit angehängt, um durch dieselbe den Standpunkt genauer zu charakterisiren, auf welchen mich die mitgetheilten Untersuchungen geführt haben. Ich hoffe später im Stande zu sein, das Schema für einige Species auszufüllen.

---



### III.

## Die vorübergehenden Starre-Zustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane.

1863.

(Aus der Zeitschrift „Flora“, Regensburg 1863.)

Die periodisch beweglichen und reizbaren Organe verschiedener Pflanzen können abwechselnd, je nach den äusseren Einflüssen, zweierlei Zustände darbieten: die Fähigkeit nämlich, sich periodisch zu bewegen und reizbar zu sein, kann auf kürzere oder längere Zeit suspendirt werden und einem starren unbeweglichen Zustande Platz machen. Dieselbe Organisation kann also heute fähig sein, einem Spiel bewegender Kräfte sich zu beugen, morgen aber denselben völlig widerstehen, um später abermals jene Geschmeidigkeit zu erlangen, die sie auf einige Zeit verloren hatte. Durch letzteren Umstand unterscheidet sich dieser vorübergehende Starre-Zustand wesentlich von der bleibenden Unbeweglichkeit, welche der Tod des Organs nach sich zieht; das vorübergehend starr gewordene Bewegungsorgan ist lebendig, es hat nur einen anderen Lebenszustand als vor- und nachher.

Verschiedene Schriftsteller, welche sich mit den Bewegungserscheinungen beschäftigten, haben das Starrwerden beweglicher Organe mehrfach beobachtet, sie scheinen aber die Wichtigkeit dieser Erscheinung nicht gehörig erkannt zu haben, da sich keiner veranlasst fand, die verschiedenen Bedingungen zu studiren, welche den vorübergehenden Starre-Zustand bewirken und so mehr Licht und Ordnung in die zahlreichen, einander oft scheinbar widersprechenden Erscheinungen auf diesem Gebiete zu bringen.

Die Thatsache, dass dasselbe Zellgewebe je nach Umständen einen beweglichen und einen starren Zustand annehmen kann, bringt eine gesetzliche Ordnung in die verschiedenen Erscheinungen und ist an sich selbst ein Gegenstand von allgemeinem physiologischem Werth. Dem Nachweis dieser Thatsachen allein sind die folgenden Zeilen gewidmet. Es ist dagegen nicht meine Absicht, die mechanischen Vorgänge selbst, welche während

der Zeit einer Bewegung stattfinden, zu behandeln. Die Art und Weise, wie unter Voraussetzung des beweglichen Zustandes, eine bestimmte Bewegung durch bestimmte mechanische Aenderungen zu Stande kommt, ist durch W. Hofmeister<sup>1)</sup> dargelegt worden. Hier aber nehme ich eine ganz andere Frage in Angriff, indem ich zeige, dass jene mechanischen Vorgänge in den Bewegungsorganen nicht unter allen Umständen möglich sind, sondern von einem besonderen, beweglichen Zustande abhängen, der seinerseits durch verschiedene äussere Ursachen erst herbeigeführt werden muss.

## I. Die vorübergehende Wärmestarre und die Kältestarre.

Der bewegliche Zustand, d. h. die Fähigkeit auf Reize zu antworten (bei *Mimosa*) und periodisch die Stellung zu verändern (bei *Mimosa* und *Hedysarum gyrans*), ist in bestimmte, der Species eigenthümliche Temperaturgrenzen eingeschlossen; überschreitet die Temperatur der umgebenden Luft diese Grenzen nach unten oder nach oben, so werden die Bewegungsorgane starr, kehrt die Temperatur wieder in jene Grenzen zurück, so kommt auch die Fähigkeit, auf bestimmte Reize zu antworten und sich periodisch zu bewegen, wieder. Ist der bewegliche Zustand vorhanden, so bewirkt ein Temperaturwechsel innerhalb jener Grenzen im Allgemeinen keine Bewegung. Der Ausdruck, „die Wärme bedingt die Bewegungen“, ist daher zweideutig und wissenschaftlich unbrauchbar; der richtige Ausdruck dafür würde lauten, bestimmte Wärmegrade bewirken den beweglichen Zustand, zu hohe und zu niedere Wärmegrade aber bewirken den unbeweglichen Zustand.

Den unbeweglichen Zustand, welcher durch zu niedere Temperatur bewirkt wird, nenne ich „die vorübergehende Kältestarre“ (wobei keineswegs an Gefrieren oder Erfrieren zu denken ist); den unbeweglichen Zustand, welcher durch zu hohe Temperatur herbeigeführt wird, nenne ich dagegen „vorübergehende Wärmestarre“.

### a) Nachweise für die Kältestarre.

Dutrochet (mémoires pour serv. à l'hist, etc. I. p. 552) giebt an, die Reizbarkeit der Mimose (*M. pudica*) gehe verloren, wenn die Temperatur auf etwa  $+ 7^{\circ}$  R. ( $= 8,75^{\circ}$  C.) fällt. Nach meinen Beobachtungen liegt aber die untere Grenze der Beweglichkeit bedeutend höher<sup>2)</sup>. Mehrere Exemplare

<sup>1)</sup> Flora 1862, Nr. 32 und 33. (Jetzt allerdings veraltet. Zus. 1892.)

<sup>2)</sup> Meine Beobachtungen an *Mimosa pudica* wurden z. Th. schon früher, meist aber 1863 gemacht; ich liess mir einige Dutzend Exemplare von einem hiesigen Handelsgärtner erziehen, um das Material nicht schonen zu müssen. *Hedysarum gyrans* konnte ich leider nicht bekommen. (Bis zum Jahre 1867 hatte ich nicht das Glück, über einen botanischen Garten zu verfügen. Zusatz 1892.)

von *Mimosa pudica*, welche ich vor dem Fenster stehen hatte, zeigten sich im Septbr. 1862 am Tage immer sehr reizbar, aber Morgens um 6 Uhr, wenn das Thermometer auf 10 bis 11° C. sank, waren sie völlig unempfindlich, selbst dann, wenn die Sonne sie beschien; am 22. Septbr. waren sie selbst um 8½ Uhr Morgens bei Sonnenschein und 13,7° C. noch unempfindlich. Die Blätter hatten aber ihre Tagstellung angenommen, woraus hervorgeht, dass zur Reizbarkeit eine höhere Temperatur gehört als zur periodischen Bewegung.

Im Juli 1863 fand ich Morgens 5 Uhr bei einer vor dem Fenster stehenden Mimose die Blätter offen, aber nur die grossen Stielpolster reizbar, die Blättchen waren unempfindlich, bei 15° C.

Da der Starrezustand erst nach längerer Einwirkung der niederen Lufttemperatur eintritt und umgekehrt auch eine höhere, günstige Temperatur längere Zeit einwirken muss, um den beweglichen Zustand herbeizuführen, so ist es nicht leicht, über den höchsten Temperaturgrad, welcher die Kältestarre bewirkt, genau in's Reine zu kommen, da man die Temperaturverhältnisse nicht gut nach Willkür reguliren kann. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, dass jede längere Zeit anhaltende Temperatur unter 15° C. hinreicht, die Kältestarre herbeizuführen; dass sie dagegen bei 12°, 10°, 8° C. verhältnissmässig rascher eintritt. Gewiss ist, dass Temperaturen, welche nur wenig über 15° liegen (15,5° bis 17° C.) bei längerer Dauer (5—6 Tage) keine Unbeweglichkeit erzeugen, dass so lange die Temperatur nicht unter 15° C. sinkt, auch Reizbarkeit und periodische Bewegung der *Mimosa pudica* nicht ganz verschwinden. Fünfzehn Grad (Cels.) kann also ungefähr als der Wendepunkt betrachtet werden, oberhalb dessen die Temperatur im Stande ist, den beweglichen Zustand zu erhalten, wenn sie lange genug dauert; unterhalb dieser Grenze dagegen kann jede Temperatur, wenn sie hinreichend lange dauert, den Starrezustand erzeugen; in beiden Fällen wird vorausgesetzt, dass die Beleuchtung, Feuchtigkeit u. s. w. die gewohnten günstigen Grenzen nicht überschreiten. Bei 15—16° C. scheint auch zugleich die untere Grenze der Vegetationstemperatur (in dem früher von mir bestimmten Sinne) für *Mimosa pudica* zu liegen, denn die Entfaltung neuer Blätter wird schon bei 17° und 16° ausserordentlich langsam.

Bei *Hedysarum gyrans*, welches ich leider nicht genauer beobachten konnte, scheint nach der Angabe von Kabsch die untere Temperaturgrenze der Beweglichkeit noch um 7° C. höher zu liegen als bei *Mimosa*; Kabsch<sup>1)</sup> nennt 22° C. als diejenige Temperatur, wo die Seitenblättchen in beständiger Ruhe sind; selbst bei 23—24° C. sei die Bewegung noch fast unmerklich und erst bei 35° C. erreicht sie die Geschwindigkeit, um eine Schwingung in 85—90 Sekunden zu vollenden. Es wäre von Interesse zu wissen, welches

1) Botanische Zeitung 1861. Nr. 48, p. 355.



die niedrigste Temperatur ist, wobei noch Entwicklung neuer Blätter an dieser Pflanze stattfindet.

b) Nachweise für die vorübergehende Wärmestarre.

P. De Candolle<sup>1)</sup> scheint der erste gewesen zu sein, der diesen merkwürdigen Zustand beobachtete, und die Thatsache scheint seitdem vollkommen in Vergessenheit gerathen zu sein. Er setzte eine Sensitive im Finstern auf den Ofen, wo sie mindestens  $37^{\circ}$  (C.?) Wärme hatte; sie schloss sich vor 1 Uhr Mittag; darauf wurde sie in eine Temperatur von  $20^{\circ}$  gebracht, wo sie nach drei Stunden sich öffnete; sie hatte ihre ganze Sensibilität verloren und schloss sich nicht mehr am Abend. Am folgenden Morgen um  $2\frac{1}{2}$  Uhr in das Gewächshaus getragen und begossen, schloss sie sich auch nicht; während des ganzen Tages waren die Blätter starr, ohne Reizbarkeit, am Abend schlossen sie sich aber wieder, am folgenden Morgen öffneten sie sich wieder und waren wieder sensibel.

Um Mimosen einer beliebig hohen Lufttemperatur auszusetzen, bediente ich mich des früher beschriebenen und auf p. 52 abgebildeten Apparates, der wie ich glaube allen hier zu stellenden Anforderungen entspricht; nur wendete ich statt der Oelbrenner ein oder zwei gewöhnliche Spirituslampen an. Die Pflanzen blieben in ihrem Topf stehen; dieser wurde so gestellt, dass er die innere Wand des Wassergefäßes nicht berührte, um eine zu rasche Erwärmung der Erde zu vermeiden; die Blätter befanden sich in dem Raum unter der Glasglocke und blieben dem Tageslicht ausgesetzt. Zwischen den Blättern befand sich die Kugel des Thermometers. Die Erde des Topfes wurde jedesmal vor dem Versuch begossen und die Einrichtung des Heizapparates bringt es mit sich, dass mit steigender Temperatur der Luft unter der Glasglocke auch der Dampfgehalt derselben sich steigert, so dass die die Blätter umgebende Luft immerfort dem Sättigungspunkt nahe bleibt. Der übergreifende offene Rand der Glasglocke erlaubte die Einführung eines Drahtes, um ohne sonstige Störung die Bewegungsorgane zu reizen.

Eine Pflanze mit fünf vollständig entfalteten Blättern wurde am 23. Juni 1863 in dem Heizapparat erwärmt; die Lufttemperatur stieg während der Zeit von 8 Uhr bis 10 Uhr Morgens von  $20^{\circ}$  C. auf  $31,3^{\circ}$  C. unter der Glocke. Die Stielpolster wurden ungemein reizbar. Die Temperatur unter der Glocke schwankte nun drei Stunden lang (von 10 bis 1 Uhr) zwischen  $31$  und  $29,5^{\circ}$  C. Während dieser Zeit behielten die Blättchen die starke Reizbarkeit, und diese minderte sich nach dem Herausstellen in Luft von  $22^{\circ}$ — $20^{\circ}$  C. (im Zimmer) entsprechend der Temperaturerniedrigung, es trat

<sup>1)</sup> Mémoires présent. à l'institut. des sc. par divers savants 1806. T. I. p. 364; obiges Citat nach einem älteren Excerpt aus dem Originale.

aber kein Starrezustand ein. Eine Lufttemperatur vor circa  $30^{\circ}$  C. bewirkt also binnen drei Stunden keinen Starrezustand.

Am 3. Juli 1863 wurde der Apparat am Südfenster Nachmittags (ohne direktes Sonnenlicht) aufgestellt, die darin befindliche Pflanze hatte fünf fertig entwickelte Blätter. Von  $3\frac{1}{2}$  bis  $4\frac{1}{2}$  Uhr Naehmittag stieg die Temperatur unter der Glocke von  $22^{\circ}$  C. auf genau  $40^{\circ}$  C. Die Stiele hatten ihre Tagesstellung behalten, die Blättchen aber hatten sich zur Nachtstellung zusammengelegt; dagegen waren die Blättchen einer anderen Mimose, die unter Glasglocke stand während der Thermometer  $22^{\circ}$  C. zeigte, ganz geöffnet. Das Steigen der Temperatur hatte also die Nachtstellung der Blättchen jener bewirkt. Als die Glocke möglichst sanft von der erwärmten Pflanze abgehoben wurde, blieb Alles 3—4 Sekunden lang ruhig, dann fiel plötzlich der unterste Blattstiel hinab, und nun folgten die anderen der Reihe nach diesem Beispiel Schlag auf Schlag. Die Glocke wurde wieder aufgesetzt; die Blattstiele hoben sich wieder langsam und nahmen ihre Tagstellung ein. Die Temperatur unter der Glocke wurde nun bis  $5\frac{1}{2}$  Uhr (also eine Stunde lang) auf  $40^{\circ}$  C. erhalten. Die Blätter blieben während dieser Zeit vollkommen reizbar, bei dem Abheben der Glocke fielen die Stiele herab. Als die Pflanze nun 10 Minuten lang an der Luft von  $22^{\circ}$  C. gestanden hatte, nahmen die Stiele horizontale Stellung an, die Blättchen blieben geschlossen; in diesem Zustand aber war die Pflanze nicht mehr reizbar; die Reizbarkeit stellte sich aber schon um 6 Uhr, also nach 20 Minuten wieder ein.

Die Resultate dieses Versuches lassen sich dahin zusammenfassen, dass  $40^{\circ}$  C. binnen einer Stunde einen bald vorübergehenden Starrezustand erzeugen; warum dieser erst nach dem Aufhören der hohen Temperatur eintrat, kann ich nicht bestimmen, es wäre möglich, dass er auch bei  $40^{\circ}$  C. selbst eingetreten wäre, wenn diese Temperatur noch 1—2 Stunden lang angehalten hätte.

Am 5. Juli 1863 wurde der Apparat vorher erwärmt und erst dann eine Mimose in denselben gestellt. Das Thermometer neben den Blättern erreichte binnen 10 Minuten  $45^{\circ}$  (die Lufttemperatur ausserhalb war  $21,5^{\circ}$  C.); dann wurde die Temperatur noch 30 Minuten lang auf  $45^{\circ}$  C. erhalten; während dieser ganzen Zeit waren die Blättchen geschlossen, die Stiele horizontal; die Stielpolster aber blieben immerfort reizbar. Dann wurde die Pflanze aus dem Apparat herausgestellt an das vom Tageslicht erhellte Fenster bei  $21,5^{\circ}$  C. Nach Verlauf von  $\frac{1}{2}$  Stunde wurden sie hier völlig starr; die heftigsten Erschütterungen blieben erfolglos. Am nächsten Tage fand ich die Pflanze wieder reizbar.

Am 4. Juli 1863 wurde dieselbe Pflanze, welche durch Erwärmung auf  $40^{\circ}$  C. am 3. Juli starr geworden war, dann ihre Reizbarkeit wieder angenommen hatte, zu einem neuen Versuch verwendet. Der Erwärmungsapparat wurde Vormittags am Fenster bei starkem Sonnenschein so aufge-

stellt, dass die Strahlen die unter der Glocke befindliche Pflanze trafen. Die Pflanze war um 9<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr, wo die Erwärmung begann, sehr empfindlich. Um 10 Uhr hatte die Luft unter der Glocke die Temperatur 45° C. erreicht und die Blättchen sich geschlossen; die grossen Polster krümmten sich derart, dass die Stiele stark aufwärts gerichtet standen. Um 10<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr stieg die Temperatur auf 49° C.; durch eingeschobenen Draht wurden allerlei Reizungen angewendet, sie blieben sämtlich erfolglos, die Pflanze war plötzlich unempfindlich geworden. Die Temperatur stieg noch auf 50° C. und sank bis 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr wieder auf 49° C. während die Sonnenstrahlen die Pflanze trafen. Diese blieb gegen jeden Reiz unempfindlich, während die Blattstiele hoch aufgerichtet standen. Um 10<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr sank die Temperatur auf 47° C., die aufwärts gerichteten Blattstiele machten mit dem Stamm einen Winkel von 20 bis 30°; Blättchen geschlossen; keine Reizbarkeit; um 11 Uhr Temperatur = 45° C. Alles ebenso; um 11<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr ebenso bei 40° C. Um 11<sup>3</sup>/<sub>4</sub> bei 36° C.: auf starke Erschütterung senkte sich der Blattstiel soweit, um mit dem Stamm einen rechten Winkel zu bilden; um 12 Uhr bei 35° C.: das vorhin gereizte Blatt hat sich wieder aufgerichtet, auf Erschütterung senkt es sich wieder, aber nicht bis zur Horizontalen; die untersten Blattstielpolster sind nun auch wieder reizbar der Stiel des mittleren Blattes völlig unbeweglich; um 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr Nachmittag 25° im Schatten: Blätter in normaler Tagstellung und alle Theile stark reizbar.

Demnach tritt selbst bei direktem Sonnenlicht die vorübergehende Wärmestarre rasch ein, wenn die Temperatur auf 49 bis 50° C. steigt.

Eine sehr reizbare, frische Mimose wurde am 4. Juli 1863 um 4 Uhr Nachmittag in den Apparat gestellt; um 4<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr bei 40° C.: Blättchen geschlossen, Polster noch reizbar, um 5 Uhr bei 45° C. war nur ein Blattpolster noch reizbar, die anderen starr; die Stiele horizontal gestellt; um 5<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr bei 50° C.: Stiele noch horizontal, Alles völlig starr, unempfindlich; um 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr war die Temperatur auf 45° C. gesunken: ein Blattstiel zeigte sich etwas reizbar, die anderen starr; die Pflanze wurde jetzt sogleich aus dem Apparat genommen und in einen finsternen Raum gestellt. Um 5<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr bei 23° C. waren die Stiele horizontal, völlig starr, die Blättchen wie vorher geschlossen. Am folgenden Tage um 8 Uhr bei 22° fand ich die Blättchen in dem finsternen Raume auf ungefähr 60° geöffnet, die Stiele so stark aufwärts gerichtet, dass sie mit dem Stamm parallel liefen; die Blättchen waren reizbar; von den Stielpolstern waren zwei reizbar; die Blättchen geschlossen; um 3 Uhr Nachmittag im Finstern bei 21,5° C.: zwei Stiele aufwärts dem Stamme angeedrückt, die anderen auf 50—60° absteehend, sämtlich reizbar; Blättchen in Nachtstellung. Die Pflanze wurde um 3 Uhr Nachmittag an das Fenster gestellt bei 21,5° C.; um 5 Uhr waren die Blättchen völlig offen, sie und die Stielpolster reizbar.



Dieser Versuch zeigt also, dass die Wärmestarre auch im Finstern wieder in den beweglichen reizbaren Zustand übergehen kann.

Am 3. August 1863 wurde eine junge Mimose in den vorher geheizten Apparat gestellt; binnen 5 Minuten stieg die Temperatur neben den Blättern auf  $50^{\circ}$  C.; die Blattstiele stellten sich sogleich horizontal und wurden unempfindlich, indem sich die Blättchen schlossen; dann stieg die Temperatur auf  $52^{\circ}$  C. und verharnte dabei 5 Minuten lang; die Pflanze blieb immer starr. Sie wurde herausgestellt an das Fenster. Am nächsten Tage um 8 Uhr Früh fand ich die Blättchen geschlossen, einen Blattstiel ganz aufwärts gerichtet, einen anderen horizontal, sämmtlich starr; am folgenden Tage war noch Alles starr, die Blättchen halb offen, die untersten, kleinen, ältesten Blätter ganz geöffnet und reizbar. Am dritten Tage nach der Erwärmung auf  $52^{\circ}$  C. fielen die Blättchen der oberen Blätter ab, die unteren waren reizbar und gesund.

Sämmtliche hier mitgetheilten Versuche führen nun zu dem Resultat, dass schon bei  $40^{\circ}$  C., wenn diese Temperatur eine Stunde lang gewirkt hat, ein rasch vorübergehender Starrezustand erzeugt wird; dass  $45^{\circ}$  C. während  $\frac{1}{2}$  Stunde einen ähnlichen Effekt hervorbringen; dass ferner  $49^{\circ}$  bis  $50^{\circ}$  C. die vorübergehende Wärmestarre in sehr kurzer Zeit hervorrufen; bei  $52^{\circ}$  C. aber tritt wenigstens an den jüngeren Blättern permanente Starre und nach einigen Tagen der Tod ein.

Die bei diesen Versuchen gemachten Beobachtungen weisen noch auf manche eigenthümliche und unbekannte Vorgänge hin, deren Studium aber weiteren Arbeiten vorbehalten bleiben muss; ich wollte hier nur die That- sache konstatiren, dass es für *Mimosa pudica* eine vorübergehende Wärmestarre giebt. Wahrscheinlich wird sich dies auch bei anderen reizbaren und periodisch beweglichen Pflanzentheilen nachweisen lassen.

Nach den vorliegenden Versuchen darf man also annehmen, dass der bewegliche Zustand der *Mimosa pudica* zwischen die Temperaturgrenzen  $15^{\circ}$  C. und circa  $40^{\circ}$  C. eingeschlossen ist; doch ist es möglich, dass selbst Temperaturen, welche um einige Grade unter  $40$  liegen, bei längerer Dauer eine vorübergehende Wärmestarre erzeugen können.

Die vorübergehende Kälte- und Wärmestarre treten auch ein, wenn man die Mimosen in Wasser von bestimmter Temperatur untertaucht, es scheint aber, dass die Temperaturgrenzen dabei nicht ganz dieselben sind wie in der Luft. Ich führe zuerst einen Versuch an, welcher zeigt, dass das Untertauchen einer Mimose in Wasser von  $21$ — $22^{\circ}$  selbst bei einer Dauer von 18 Stunden keinen schädlichen Einfluss übt, und dass bei dieser Temperatur auch die Beweglichkeit der Mimose unter Wasser nicht gestört wird.

Am 4. Juli 1863 Nachmittag  $3\frac{1}{2}$  Uhr stellte ich eine Mimose sammt ihrem Topf in ein sehr grosses mit Wasser gefülltes Beeherglas, so dass

sämmtliche Blätter untertauchten. Das Wasser hatte lange genug in dem Zimmer gestanden, um die Lufttemperatur desselben,  $21,5^{\circ}$  C. anzunehmen, so dass die Mimose bei dem Eintauchen nur eine Temperaturdifferenz von einigen Zehntelgraden empfinden konnte. Bei diesem wie bei den folgenden Versuchen war noch eine Vorrichtung getroffen, um das Eindringen des Wassers zu den Wurzeln zu hindern, um so die üblen Folgen übermässiger Bodennässe zu vermeiden. Aus weichem plastischen Thon wurde eine Platte gefertigt und auf die Oberfläche der Erde im Topf gelegt, so dass sie den Mimosenstamm genau umschloss; am Rande des Topfes wurde die Thonplatte sorgfältig befestigt und verstrichen. Ebenso wurde das Bodenloch des Topfes mit Thon verkittet. Auf diese Art gelingt es, binnen wenigen Minuten einen so dichten Verschluss herzustellen, dass selbst nach 18stündiger Bedeckung mit Wasser von etwa 15 cm Höhe die Erde im Topf nur halb feucht vorgefunden wurde.

Eine Stunde nach dem Untertauchen waren die Blättchen unter Wasser ausgebreitet und sämmtliche Bewegungsorgane reizbar. Um  $5\frac{1}{2}$  Uhr schlossen sich, bei abnehmender Beleuchtung die Blättchen, aber die Polster blieben reizbar. Am nächsten Morgen um  $9\frac{1}{2}$  Uhr fand ich die Blättchen wieder geöffnet und sämmtliche Polster reizbar, dass Wasser hatte sich Nachts auf  $19,5^{\circ}$  abgekühlt. Die Blätter hatten unter Wasser ihren silberglänzenden Luftüberzug behalten, bei dem Herausnehmen der Pflanze waren sie sämmtlich trocken.

Ganz anders verhielt sich bei genau demselben Verfahren eine gleiche Mimosenpflanze, als sie in Brunnenwasser von  $16^{\circ}$  C. untergetaucht wurde; die Blättchen schlossen sich sogleich, nach  $\frac{1}{4}$  Stunde begannen sie aber sich zu öffnen. Nach Verlauf von  $\frac{1}{2}$  Stunde waren sämmtliche Bewegungsorgane völlig unempfindlich, die stärksten Erschütterungen brachten keine Bewegung hervor; das Wasser hatte sich unterdessen auf  $17^{\circ}$  C. erwärmt; die Pflanze wurde herausgenommen und in die  $22^{\circ}$  C. warme Luft gestellt. Nach  $\frac{1}{4}$  Stunde fand ich die Blättchen ausgebreitet und reizbar, die Stielpolster aber noch unempfindlich, nach Verlauf einer weiteren halben Stunde waren auch sie wieder reizbar.

Dieser Versuch zeigt also, dass im Wasser die Kältestarre schon bei  $16$ — $17^{\circ}$  C. und zwar sehr rasch eintritt, während in Luft von  $15$ — $16^{\circ}$  C. selbst nach längerer Zeit noch keine Unbeweglichkeit erfolgt.

An demselben Tage (3. Juli 1863) wurde eine Pflanze gleich den anderen vorbereitet und dann in Wasser von  $40^{\circ}$  C. untergetaucht; nach 10 Minuten hatten sich die Blättchen geschlossen, die Stiele standen aufrecht, waren aber noch deutlich reizbar; 5 Minuten später hatte sich das Wasser auf  $36^{\circ}$  C. abgekühlt und wurde wieder auf  $39^{\circ}$  C. erwärmt; nach Verlauf von abermals 10 Minuten war alle Reizbarkeit vollständig verschwunden,

die Blättchen geschlossen, die Stielpolster aufgerichtet; 5 Minuten später wurde sie herausgestellt, die Pflanze hatte also 30 Minuten unter Wasser von  $40-36^{\circ}$  C. zugebracht; 10 Minuten nach dem Herausstellen hatten die Stiele horizontale Stellung und sämmtliche Bewegungsorgane waren noch starr; 3 Stunden später war Alles wieder im normalen beweglichen Zustand, die Blätter in Tagstellung, die Polster reizbar.

Die Erscheinungen in Wasser von  $40-36^{\circ}$  C. gleichen denen in Luft von  $40-50^{\circ}$  C. durchaus; auch hier trat die eigenthümliche Stellung mit geschlossenen Blättchen und aufgerichteten Stielen ein, die also der Wärmestarre eigen zu sein scheint.

## II. Die vorübergehende Dunkelstarre.

Der reizbare Zustand der Mimosen- und Oxalis-Blätter sowie der periodische bewegliche Zustand dieser und anderer Blätter (*Acaëa*, *Trifolium*) hängt von einer vorhergehenden und länger dauernden Beleuchtung ab; eine anhaltende Verdunkelung dagegen bewirkt einen Starrezustand, wo Reizbarkeit und periodische Beweglichkeit verschwinden; ich nenne dies „die vorübergehende Dunkelstarre“.

Stellt man eine der genannten Pflanzen in einen finsternen Raum, so ist Reizbarkeit und periodische Bewegung auch ohne unmittelbare Einwirkung des Lichtes noch vorhanden; allein dieser bewegliche Zustand verschwindet vollständig, wenn die Dunkelheit einen oder mehrere Tage lang anhält. Die anfänglich im Finstern stattfindende Beweglichkeit muss daher als eine „Nachwirkung“ des Lichtes<sup>1)</sup> betrachtet werden; das Licht hat in den Bewegungsorganen einen Zustand hervorgerufen, der auch dann noch eine geraume Zeit fortbesteht, wenn seine Ursache, das Licht, aufgehört hat zu wirken. Stellt man nun eine durch andauernde Dunkelheit unbeweglich gewordene Pflanze wieder an das Licht, so tritt nach mehrstündiger oder mehrtägiger Einwirkung desselben der bewegliche Zustand wieder ein. Auch die Dunkelstarre verschwindet nicht sogleich bei erneuter Einwirkung des Lichtes; die Dunkelstarre kann aufgefasst werden als ein Zustand von Trägheit, der erst durch längere Insolation beseitigt wird. Es sei gestattet, ohne dass ich damit mehr als einen flüchtigen Vergleich andeuten möchte, an eine Erscheinung aus einem ganz anderen Gebiete zu erinnern: der Flusspath, wenn er längere Zeit im Dunkel gelegen hat, leuchtet nicht, der in ihm enthaltene Aether ist in Ruhe; setzt man ihn aber einige Zeit dem Sonnenlichte aus, so geräth sein Aether in Bewegung, er wird selbstleuchtend, er phosphoreszirt und diese innere Bewegung dauert noch lange fort, nachdem die Inso-

<sup>1)</sup> Nachwirkung eines durch das Licht in den Pflanzen verursachten Zustandes. Zusatz 1892.



lation aufgehört hat. Der nicht leuchtende Zustand des Flussspathis liesse sich mit der Dunkelstarre der Pflanzen, der leuchtende, innerlich bewegte Zustand desselben mit dem periodisch beweglichen und reizbaren Zustande vergleichen; in beiden Fällen wird durch das Licht ein beweglicher Zustand herbeigeführt, der erst lange nach dem Aufhören der Lichtwirkung allmählich verklingt. Dieser Vergleich liesse sich auch in Bezug auf die Wärme durchführen.

Zur Herbeiführung der Dunkelstarre ist keineswegs absolute oder eine sehr tiefe Finsterniss nöthig; die Dunkelstarre tritt vielmehr auch dann ein, wenn eine Mimose einige Tage lang der mangelhaften Beleuchtung ausgesetzt bleibt, wie sie im Innern eines gewöhnlichen Zimmers, entfernt von den Fenstern herrscht. Sowie die Kältestarre also schon bei ziemlich hoher Temperatur eintritt, die der Mensch noch keineswegs als Kälte empfindet, so genügt auch ein Lichtgrad, der dem Auge noch erlaubt, kleine Schrift anhaltend zu lesen, um die Dunkelstarre bei Mimosa zu erzeugen.

Ausserdem, dass Licht und Finsterniss bei längerer Wirkung einen beweglichen oder unbeweglichen Zustand produziren, wirken beide aber auch noch als Reize auf die beweglichen Organe. Vorausgesetzt, dass die Bewegungsorgane sich nach hinreichender Beleuchtung in beweglich reizbarem Zustande befinden, bewirkt jede plötzliche Verdunkelung eine ganze oder theilweise Schliessung der Blättchen, jede Steigerung der Lichtintensität aber ein mehr oder minder vollkommenes Auseinanderschlagen, oder wenn man lieber will, eine mehr oder minder vollkommene Tagstellung der periodisch beweglichen Blättchen; Steigerung und Minderung der Lichtintensität wirken also als Reize im entgegengesetzten Sinn, während jede Erschütterung eine Stellung bewirkt, wie sie durch plötzliche Verdunkelung bestimmt wird. In dieser Wirkung des Lichts und der Dunkelheit liegt die richtige Deutung einer lange verkannten Beziehung des Lichts zu den periodischen Bewegungen begründet. Da das periodische Oeffnen und Schliessen der Blätter mit dem periodischen Wechsel von Licht und Nacht mehr oder minder Hand in Hand geht, so folgerte man, dass dieser Wechsel der Beleuchtung die Ursache der periodischen Bewegung sei. Allein es steht fest, dass die periodischen Bewegungen auch bei konstanter Finsterniss und bei konstantem Licht stattfinden; daraus folgt bestimmt, dass der Wechsel von Licht und Finsterniss nicht die Ursache der periodischen Bewegung ist, obgleich er das Zeitmass derselben bestimmt. Die Geschwindigkeit der periodischen Bewegung ist im Finstern oder bei konstantem Licht eine andere als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Der regelmässige Wechsel von Tag und Nacht nimmt also Einfluss auf die innere periodische Bewegung der Pflanzen; die Aufhellung am Morgen wirkt als direkter Reiz, der die Blätter beständig in der Tagstellung festhält; die Verminderung des Lichts am Abend oder früher dagegen wirkt als Reiz, der die Nachtstellung nach sich zieht.

Der Einfluss des Lichtes auf die Beweglichkeit ist also ein überaus vielseitiger. Folgendes Schema dürfte vielleicht dazu beitragen, das allgemeine Gesetz in der grossen Mannigfaltigkeit dieser Erscheinungen hervortreten zu lassen<sup>1)</sup>.

I. Unbeweglicher Zustand, Dunkelstarre, hervorgebracht durch dauernde Dunkelheit:

- a) keine Reizbarkeit durch Erschütterung,
- b) keine Reizbarkeit für Lichtwechsel,
- c) keine freiwillig periodische Bewegung.

II. Ueberführung des unbeweglichen in den beweglichen Zustand durch dauernde Beleuchtung.

III. Beweglicher Zustand, hervorgebracht durch dauernde Beleuchtung:

- a) Reizbarkeit für Erschütterung,
- b) Rascher Wechsel der Beleuchtung wirkt als Reiz:
  - $\alpha$ ) Steigerung des Lichts bewirkt Tagstellung.
  - $\beta$ ) Minderung des Lichts bewirkt Nachtstellung.
- c) Der Wechsel von Tag und Nacht bewirkt in Folge von b) ein bestimmtes Zeitmass der periodischen Bewegung.
- d) Bei konstanter, aber nicht zu lange dauernder Dunkelheit finden freiwillig periodische Bewegungen statt, die weder durch Lichtwechsel noch durch Temperaturwechsel bedingt sind; bei zu lange andauernder Dunkelheit hören diese Bewegungen auf, weil die Pflanze in einen neuen Zustand verfällt, d. h. dunkelstarr wird.
- e) Bei konstanter Beleuchtung findet ebenfalls freiwillig periodische Bewegung statt.

#### Nachweisungen.

Dass die periodischen Bewegungen der Mimose auch bei tagelang anhaltender Finsterniss stattfinden, wurde schon von Du Hamel berichtet<sup>2)</sup> und von De Candolle bestätigt<sup>3)</sup>. Letzterer zeigte auch, dass die Mimose bei konstanter Beleuchtung periodische Bewegungen macht, dass sich die periodischen Bewegungen von *Oxalis incarnata* und *stricta* weder durch Licht noch durch Dunkelheit ändern. Ich zeigte früher, dass auch *Phaseolus* im Finstern fortfährt, die Blättchen auf und abzuschlagen, dasselbe habe ich auch bei *Trifolium incarnatum* und *pratense*, bei *Oxalis acetosella* und *Acacia lophantha* beobachtet. Es ist für den Augenblick gleichgültig, ob die

1) Man vergl. jedoch Sachs, Lehrbuch der Botanik. Aufl. IV, p. 858 ff. und „Vorlesungen“, Aufl. II, 613 ff. Zusatz 1892.

2) Phys. des arb. 1758, p. 158, 159.

3) Pflanzen-Physiol. II., p. 640, übersetzt von Röper.

Bewegungen genau dieselben sind, wie unter dem gewöhnlichen Einfluss von Tag und Nacht; genug, dass sowohl bei konstanter Finsterniss als bei konstantem Licht überhaupt eine periodische Bewegung stattfindet. Es ist bekannt, dass die Bewegungen bei *Hedysarum gyrans*, so lange nur die Temperatur günstig ist, in gleicher Weise bei Tage und bei Nacht stattfinden und diese Bewegungen sind von anderen periodischen Bewegungen doch wohl nur durch die Geschwindigkeit verschieden. Alle diese That-sachen zeigen, dass ganz unabhängig vom Wechsel der Beleuchtung wiederholte Bewegungen stattfinden. Dass ebenso die Reizbarkeit der *Mimosa pudica* im Finstern längere Zeit besteht, ist bekannt; Cohn fand die Blätter von *Oxalis acetosella* noch nach dreitägiger Finsterniss reizbar, welche Angabe ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen kann.

Die periodische Bewegung bei konstanter Beleuchtung oder bei konstanter Finsterniss ist aber nicht dieselbe wie unter gewöhnlichen Verhältnissen bei dem Wechsel von Tag und Nacht. De Candolle fand, dass die periodische Bewegung bei *Mimosa* unter konstanter Beleuchtung rascher wurde, aus meinen unten mitzutheilenden Beobachtungen wird man erfahren, dass dasselbe bei konstanter Finsterniss erfolgt. Auch die periodischen Bewegungen bei *Oxalis*, *Acacia*, *Trifolium* nahmen einen anderen Gang an als gewöhnlich. Aus diesen That-sachen folgt ohne Weiteres, dass der Wechsel von Tag und Nacht einen Einfluss auf den Gang der periodischen Bewegung ausübt, da die Blätter regelmässig am Morgen die Tagstellung, am Abend die Nachtstellung einnehmen, wenn sie dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt sind. Dieser Einfluss von Tag und Nacht muss als ein direkter Reiz aufgefasst werden, den der Wechsel der Lichtintensität auf die beweglichen Organe ausübt. Es ist durch unzählige Versuche bekannt, dass jede plötzliche Verdunkelung eines periodisch beweglichen Blattes die Nachtstellung, jede plötzliche Beleuchtung die Tagstellung erzeugt, was doch gewiss als Reizerscheinung bezeichnet werden darf. Aus dieser That-sache, zusammengehalten mit der vorigen, dass die Periode bei konstanter Anwesenheit des Lichtes eine andere wird, folgt bestimmt, dass die periodische Bewegung so, wie sie unter gewöhnlichen Verhältnissen auftritt, durch einen auf Lichtwechsel beruhenden Reiz geregelt wird.

Das bisher Gesagte lässt sich nun in dem Satz zusammenfassen: die periodische Bewegung an sich ist unabhängig von dem Wechsel der Beleuchtung, aber die periodische Bewegung in dem Zeitmass, wie sie unter gewöhnlichen Verhältnissen auftritt, wird durch den Lichtreiz bestimmt. Dieser Satz erleidet aber Ausnahmen: bei *Hedysarum gyrans* ist die periodische Bewegung auch unter gewöhnlichen Verhältnissen vom Licht ganz unabhängig, eine Tag- und Nachtstellung kann hier nicht unterschieden werden, weil die Oscillationen in kurzen Intervallen bei Tag und Nacht stattfinden. Man könnte, wie ich glaube, mit einiger Wahrscheinlichkeit, diese That-sache



so ausdrücken, dass hier der regulirende Lichtreiz zu schwach ist, um die heftigen und rasch wirkenden inneren Bewegungsursachen zu bewältigen. Schwieriger ist es, sich bei *Oxalis acetosella* zu orientiren; hier bringt direktes Sonnenlicht die Nachtstellung hervor, wirkt also scheinbar wie plötzliche Verfinsterung, während diffuses Tageslicht (Schatten) die Tagstellung produziert; ich glaube, man kann dies Verhalten auf jeden Fall als eine grosse Reizbarkeit für Lichtwechsel bezeichnen; es ist aber unerklärlich, warum erst eine Zunahme des Lichtes die Tagstellung, eine noch stärkere Zunahme desselben die entgegengesetzte produziert.

Das Verhältniss des Lichtreizes zu den in der Pflanze periodisch thätigen Kräften kann überhaupt ein sehr verschiedenes sein, wie aus De Candolle's Versuchen hervorgeht; bei *Mimosa* gelang es ihm, die tägliche Periode umzukehren, indem er künstlich Tag und Nacht umkehrte; man kann diese Thatsache so ausdrücken: bei *Mimosa* ist der Lichtreiz stärker als die periodisch wirkende Kraft; dagegen gelang es ihm nicht, bei *Oxalis incarnata* und *stricta* durch Lichtwechsel eine Veränderung der täglichen Periode zu erzielen, eine Thatsache, die man auch so ausdrücken kann, es sei bei diesen Pflanzen die innere periodisch wirkende Kraft viel stärker als der Lichtreiz. Die Stellung der periodisch beweglichen Blätter zu irgend einer Tageszeit lässt sich auffassen als die resultirende aus zweierlei Kräften, deren eine die in der Pflanze thätige periodische Bewegung, deren andere den Lichtreiz vermittelt.

In dem Vorstehenden habe ich über den Einfluss des Lichtes weder neue Thatsachen noch wirkende Ursachen dargelegt, mein Wunsch ist es hier aber auch nur, die sehr verschiedenen Thatsachen einmal so zu ordnen, dass sie sich unter wissenschaftlich brauchbare Ausdrücke bringen lassen; sowie eine algebraische Formel erst dann gelöst werden kann, wenn die Zeichen richtig geordnet sind, so müssen auch die Erscheinungen erst gehörig gruppirt werden, bevor die versteckte Ursache derselben zu finden ist.

Alle bis hierher genannten Erscheinungen sind nun aber nur die Kennzeichen eines Zustandes der beweglichen Organe, nämlich des Zustandes, in welchem sie thatsächlich beweglich sind, und die im Folgenden mitzutheilenden Thatsachen zeigen, dass dieser bewegliche Zustand eine Folge dauernder Lichtwirkung ist; dies mit dem Vorigen zusammengehalten, ergiebt dann den Satz: das Licht bewirkt den beweglichen Zustand, in diesem sind die betreffenden Organe auch ohne gleichzeitigen Lichteinfluss beweglich und ferner wirkt plötzlicher Lichtwechsel auf den beweglichen Zustand als Bewegungsreiz.

Die ersten bestimmten Angaben, welche zu der Folgerung führen, dass dauernde Lichtwirkung die Ursache des beweglichen Zustandes ist, rühren von Dutrochet her, dessen Auseinandersetzungen über diesen Gegenstand vielleicht zu dem Besten gehören, was er geleistet hat. Seine Versuche

führten ihn zu dem Satz<sup>1)</sup>, es genüge, die Sensitive des Lichteinflusses zu berauben, um ihr die Bedingungen ihrer Beweglichkeit zu nehmen, und unter dem Einfluss dieses Agens gewinne sie auch von Neuem diese Bedingungen, nachdem sie dieselben verloren hatte, und ferner (p. 559 a. a. O.) werde die Mimosa, (indem man sie durch Verdunkelung ihrer Beweglichkeit beraubt), zu dem Modus der Existenz anderer Pflanzen (*végétaux vulgaires*) übergeführt, d. h. sie bewegt alsdann ihre Blätter nicht mehr unter dem Einfluss mechanischer Reize u. s. w. Als er eine Mimose bei 20—30° R. (25—31,2° C.) in einem finsternen Raume stehen liess, machte sie drei Tage lang periodische Bewegungen, die Blättchen hatten dann ihre Reizbarkeit verloren, während die Stielpolster noch reizbar waren. Am vierten Tage bewegten sich noch die Blattstiele, wenn man sie reizte; am fünften Tage war alle Beweglichkeit verschwunden. Als er diese dunkelstarr gewordene Pflanze dem Sonnenlicht aussetzte, breiteten sich die Blättchen in kurzer Zeit aus und nach zwei Stunden waren sie reizbar für Erschütterung; nach 2½ Stunden fingen auch die Stiele an, sich beweglich zu zeigen und im Laufe des Tages erhielt die Mimose ihre ganze Beweglichkeit wieder. Als er den Versuch bei 22—24° R. (27,5—30° C.) wiederholte, verlor die Sensitive ihre Beweglichkeit binnen 4½ Tagen. Bei diesem zweiten Versuch war die mittlere Temperatur etwas höher und die Zeit bis zum Eintritt der Dunkelstarre etwas kürzer. Dieser Einfluss der Temperatur machte sich im gleichen Sinn geltend, als er eine Pflanze bei 14—20° R. (17,5—25° C.) im Finstern stehen liess, wo erst nach zehn Tagen die Beweglichkeit völlig verschwand. Während bei dem ersten Versuch der Wiedereintritt der Beweglichkeit unter dem Einfluss des direkten Sonnenlichtes schon nach wenigen Stunden erfolgte, bedurfte es fünf Tage, bevor unter dem Einfluss diffusen Tagelichts<sup>2)</sup> die ganze Beweglichkeit der letztgenannten Pflanze wieder eintrat. Ferner: bei 13—17° R. (16,2—21,2° C.) bedurfte es 11 Tage; bei 10—15° R. (12,5—18,7° C.) dauerte es 15 Tage bis zum Verschwinden aller Beweglichkeit; dabei verlor die Pflanze viele Blättchen, die noch übrigen aber erlangten am Licht nach 7 Tagen ihre Beweglichkeit wieder.

Bei völliger Verdunkelung verschwindet also der bewegliche Zustand um so rascher, je höher die Temperatur ist, und der bewegliche Zustand tritt später um so schneller wieder ein, je intensiver das Licht auf die dunkelstarr gewordene Pflanze wirkt. Die Blättchen verlieren im Finstern ihre Beweglichkeit eher als die Stiele, und gewinnen sie wieder früher als diese, die jungen Blätter gewannen ihre Beweglichkeit eher als die alten, die ersten Anzeichen der wieder erwachenden Beweglichkeit machen sich durch Schlaf

1) Mém. pour serv. à l'hist. de végét. et des anim. I. p. 555.

2) Im Schatten eines Gebäudes im Freien.

und Wachen geltend, erst dann tritt auch die Reizbarkeit durch Erschütterung wieder ein<sup>1)</sup>).

Meine Versuche bestätigen im Wesentlichen die Angaben Dutrochets, zeigen aber, dass Nebenumstände, die sich nicht immer erkennen lassen, auf die Zeitverhältnisse grossen Einfluss nehmen. Der Hauptsache nach treten aber die von Dutrochet gefundenen Erscheinungen auch bei anderen reizbaren und periodisch beweglichen Pflanzen ein. Ich lasse zunächst meine

#### Beobachtungen über die Dunkelstarre der *Mimosa pudica*

folgen. Die täglich oft wiederholten Beobachtungen zeigen, was Dutrochet übersah, dass im Finstern die periodische Bewegung eine beständige ist, indem die Blättchen von Stunde zu Stunde ihre Stellung ändern.

Um eine tiefe Verdunkelung zu erzielen, wurden die Pflanzen in einen geräumigen, gut verschliessbaren Schrank gestellt, dessen Thür sich so leicht öffnete, dass bei den oft wiederholten Beobachtungen eine Erschütterung leicht zu vermeiden war.

Versuch I. Am 15. August 1862, 6 Uhr Abends wurde eine Mimose in's Finstere gestellt (bei  $22,5^{\circ}$  C.); um 7 Uhr Abends hatte sie Nachtstellung. Am nächsten Morgen um  $5\frac{1}{2}$  Uhr zeigte sie (bei  $18,7^{\circ}$  C.) noch Nachtstellung, um 7 Uhr waren die Blättchen halb geöffnet<sup>2)</sup> ( $20^{\circ}$  C.), um 8 Uhr aber wieder geschlossen!! um 12 Uhr Mittag (bei  $21,2^{\circ}$  C.) wieder halb offen, um 1 Uhr Mittag ist der Oeffnungswinkel circa  $30^{\circ}$ , um 3 Uhr ist der Oeffnungswinkel der Blättchen bei einem Blatt circa  $60^{\circ}$ , bei einem anderen  $30^{\circ}$ ; um 5 Uhr Abends (bei  $22,5^{\circ}$  C.) sind beide auf  $30^{\circ}$  offen, um 7 Uhr Abends ist der Oeffnungswinkel 20 bis  $30^{\circ}$ .

Am 17. August: 7 Uhr Morgens ganz geschlossen, um 12 Uhr Mittag einzelne Blättchen verschieden offen, andere geschlossen ( $21,2^{\circ}$  C.); um  $2\frac{1}{2}$  Uhr sämtliche Blättchen fast geschlossen, um 6 Uhr Abends ganz geschlossen. Alle Bewegungsorgane noch reizbar.

Am 18. August: Um 6 Uhr Morgens, die Blättchen weit geöffnet aber unregelmässig gestellt; Blättchen nicht, Stiele kaum reizbar ( $16,5^{\circ}$  C.).

Um 12 Uhr Mittags: Blättchen auf fast  $180^{\circ}$  geöffnet; kaum noch ein Zeichen von Reizbarkeit.

Um 2 Uhr Nachmittag wurde die Pflanze, die ihre Reizbarkeit verloren, aber noch unregelmässige periodische Bewegungen machte, an ein Fenster gestellt, welches nicht von der Sonne getroffen wurde. Um  $3\frac{1}{2}$  Uhr

1) p. 559 a. a. O.

2) Ich verstehe unter halb offen die Stellung der Blättchen, wo die beiden Reihen ungefähr einen Winkel von  $90^{\circ}$  bilden, ganz offen, wenn sie in einer Ebene liegen, also einen Winkel von  $180^{\circ}$  bilden.



(21,2°) standen die Stiele stark aufwärts, die Blättchen hatten sich abwärts geschlagen, also weit über 180° geöffnet; noch keine Reizbarkeit; auch um 6 Uhr Abends noch nicht reizbar; in der Nacht schlossen sich die Blättchen.

Am 19. August um 5 Uhr Morgens fand ich sie noch in Nachtstellung, um 7 Uhr waren sie auf 180° geöffnet; noch keine Reizbarkeit vorhanden; sie blieben den ganzen Tag geöffnet und zeigten schon um 11 Uhr Vormittag ein wenig Reizbarkeit, die um 6 Uhr Abends (bei 20,5° C.) schon viel stärker war. Am folgenden Tage verhielt sich die Pflanze wieder ganz normal.

Versuch II. Gleicher Art durchgeführt vom 31. August bis 3. September 1862, gab ähnliche Resultate und ich bemerkte da zuerst, dass mit dem Aufhören der Reizbarkeit der Blätter im Finstern, eine besondere Stellung der Theile verbunden ist: die Blättchen völlig geöffnet, die sekundären Blattstiele abwärts, die Hauptstiele fast horizontal. Diese Stellung ist, wie die folgenden Versuche zeigten, der Dunkelstarre eigenthümlich.

Versuch III. Am 12. Juli 1863 wurde eine Mimose in's Finstere gestellt. Die Temp. fiel während des Versuchs im Schrank von 23 auf 18° C. Am 16. Juli Morgens 8 Uhr Blättchen völlig offen, alle Gelenke stark reizbar.

Am 19. Juli, Blättchen offen, sekundäre Stiele abwärts, Hauptstiele fast horizontal, völlig starr.

Am 19. Juli um 9 Uhr Morgens an das Fenster gestellt, war die Pflanze am 20. noch unempfindlich, am 21. Juli waren die Blättchen schon empfindlich, die Stiele noch nicht.

Versuch IV. Diese Beobachtungsreihe ist besonders instruktiv, weil bei den äusserst geringen Temperaturschwankungen die etwaige Annahme ganz wegfällt, dass diese im Finstern als Ursache der periodischen Bewegung auftreten. Die Pflanze wurde am 24. September 1863 Abends 9 Uhr in den Schrank gestellt, in welchem sich auch das Thermometer befand.

Tag des Septembers 1863.	Stunde	Temperatur ° C.	Zustand der Mimose im Finstern.
24	9 Abd.	16,5	Nachtstellung.
25	7 Mrg.	16,0	Tagstellung; reizbar.
	8 „	16,0	untere Blätter ganz offen, obere halb offen, manche unregelmässig.
	9 „	16,0	untere Blätter offen, obere ganz geschlossen.
	12 Mttg.	16,3	untere und ein oberes Blatt ganz offen, die anderen unregelmässig, 90° bis 130° offen.
	2 „	16,3	sämmtliche Blätter 180 bis 130° offen.
	4 Abd.	16,5	untere Blätter 180° offen, mittlere 90° offen, oberste 180° offen.

Tag des Septembers 1863.	Stunde	Temperatur ° C.	Zustand der Mimose im Finstern.
26	7 Abd.	16,0	obere und mittlere Blätter 60 bis 90° offen, oberste geschlossen.
	7 Mrg.	16,1	sämmtliche Blätter 180° offen.
	9 „	16,0	untere Blätter 90° offen, obere geschlossen.
	12 Mttg.	16,2	sehr unregelmässig, meist 90° offen, keine Reizbarkeit.
	2 „	16,5	Oeffnung der Blättchen = 180 bis 120°, oberste geschlossen.
	4 „	16,3	sämmtlich circa 90° offen, wieder ziemlich reizbar.
27	6 Abd.	16,5	Oeffnung 60°, nicht reizbar.
	10 „	16,2	völlig geschlossen, theilweise reizbar.
	7 Mrg.	15,6	sämmtlich auf 180° geöffnet. Blättchen nicht, Stiele weniger reizbar.
	9 „	15,3	sämmtlich 180° geöffnet. Blättchen nicht, Polster theilweise reizbar.
	11 <sup>3/4</sup> „	15,5	ebenso.
	1 <sup>3/4</sup> Mttg.	15,5	obere Blättchen geschlossen, unten offen, einzelne reizbar.
28	3 „	15,3	untere 90° offen, obere geschlossen, kaum reizbar.
	7 Abd.	15,0	meist ganz offen (180°) unregelmässig.
	9 „	15,0	Oeffnung 180 bis 90°; unregelmässig.
	7 Mrg.	15,0	sämmtliche Blätter 180° offen. Blättchen nicht, Polster wenig reizbar.
	9 „	15,5	ebenso; Stiele etwas abwärts, sekundäre Stiele stark abwärts.
	11 „	15,6	ebenso; starr.

Die Pflanze hatte also um 11 Uhr Morgens den Starrezustand angenommen; sie wurde jetzt an das Fenster gestellt, wo in den nächsten Tagen die Temperatur von 16,8° C. bis 15,8° C. variirte. Bis zum 29. um 9 Uhr Abends blieb die Pflanze genau in dem Zustand, den sie im Finstern zuletzt angenommen hatte, obgleich sie einige Stunden lang von der Sonne getroffen wurde; erst am 30. zeigten die Polster ein wenig Reizbarkeit, die Blättchen waren noch starr; viele derselben fielen jetzt ab; am 1. Oktober zeigten die Blättchen eines Blattes um 9 Uhr Abends Nachtstellung, die anderen waren noch starr, offen; am 3. Oktober wurden die noch gesunden Blätter wieder reizbar und periodisch beweglich.

Nach diesem Versuche scheint es, dass auch die Reizbarkeit einer periodischen Aenderung unterliegt, doch müssen noch weitere Beobachtungen darüber entscheiden. Mit aller Bestimmtheit tritt hier aber die Thatsache auf, dass die Blättchen im Finstern in beständiger auf- und abgehender Bewegung begriffen sind; wenn dies auch ziemlich unregelmässig geschieht, so liegt es doch gewiss sehr nahe, diese beständigen Oscillationen mit denen

von *Hedysarum gyrans* zu vergleichen. Man kann sich vorstellen, dass bei *Mimosa* sowie bei *Hedysarum* der innere Trieb zu beständiger Oscillation immer vorhanden ist, dass aber der Lichtreiz bei *Mimosa* zu stark wirkt, um diesen inneren Vorgang nicht zu Tage treten zu lassen, während bei *Hedysarum* die innere periodisch wirkende Kraft sehr stark, der Lichtreiz aber schwach wäre. Schon Dutrochet hat die von De Candolle beobachtete Acceleration, welche die Periode der *Mimosa* bei konstanter Beleuchtung erfährt, in ähnlichem Sinne gedeutet (a. a. O. p. 575).

Die folgenden Versuche zeigen, dass die Dunkelstarre sowohl als die Acceleration der periodischen Bewegung auch dann eintritt, wenn man *Mimosen* längere Zeit an einen schattigen Ort stellt, wo die Lichtintensität zwar nur einen Bruchtheil des Tageslichtes beträgt, aber doch noch so stark ist, dass man dabei Bücher lesen und dergl. Beschäftigungen vornehmen kann.

Versuch V. Am 24. August 1862 um 9 Uhr Morgens stellte ich eine *Mimose* an die Hinterwand meines Wohnzimmers, 15 Fuss von den Südostfenstern entfernt; die Temperatur schwankte während der folgenden Tage zwischen  $22,5^{\circ}$  C. und  $15^{\circ}$  C., blieb aber meist nahe an  $20^{\circ}$  C. Die periodischen Bewegungen dauerten mit einigen Unregelmässigkeiten bis zum 28. Mittags, am 29. Mittags war auch die Reizbarkeit verschwunden, die Blätter hatten die Stellung der Dunkelstarre. Am 29. wurde die Pflanze Mittags um 1 Uhr wieder an das Fenster gestellt; schon Abends um 6 Uhr waren die Blättchen ein wenig empfindlich, die Stiele aber noch starr; die Blättchen hatten ziemlich unregelmässige Stellungen. Am 30. August Mittags waren die Blätter in normaler Tagstellung und völlig reizbar, nachdem sie mehrere Stunden lang von der Sonne getroffen worden waren.

Versuch VI. Am 30. Juni 1863 wurde eine *Mimose* in einem anderen Zimmer ebenfalls 15 Fuss von den Fenstern entfernt an die Hinterwand gestellt. Die Temperatur an diesem Orte schwankte zwischen  $20,5^{\circ}$  C. und  $23,5^{\circ}$  C. Nach 7 Tagen war die Pflanze vollkommen starr, die Blättchen weitgeöffnet (über  $180^{\circ}$ ), die sekundären Stiele abwärts, die Hauptstiele horizontal. Die Pflanze wurde am Morgen des 6. Juli an ein Südfenster gestellt, wo sie von der Sonne getroffen wurde; nach 12 Stunden war sie etwas reizbar, am folgenden Tage nahm die Reizbarkeit zu und in den folgenden Tagen wurde der bewegliche Zustand wieder ganz normal.

Versuch VII. Dieser Versuch wurde mit dem Versuch IV gleichzeitig und als Parallele dazu ausgeführt; auch hier sind die Temperaturen sehr gleichförmig, doch von jenen etwas verschieden; das Thermometer hing zwischen den Blättern der Pflanze; diese stand an der Mauer zwischen den beiden Südostfenstern, erhielt also nur das von den Wänden reflektirte Licht.



September 1863	Stunde	° C.	Pflanze im Halbdunkel.
24	9 Abd.	17,0	Nachtstellung.
25	7 Mrg.	17,3	ganz offen, 180°.
	8 „	16,0	Oeffnung der Blättchen c. 120°.
	9 „	16,2	„ „ „ c. 90°.
	12 Mttg.	17,2	„ „ „ c. 130°.
	2 „	17,5	„ „ „ c. 90°.
	7 Abd.	16,8	„ „ „ c. 130°.
26	7 Mrg.	17,2	„ „ „ c. 30°.
	9 „	16,0	„ „ „ mehr als 180°.
	12 Mttg.	17,0	„ „ „ mehr als 180°.
	2 „	16,8	„ „ „ c. 130°.
	6 Abd.	15,7	„ „ „ c. 45°.
	10 „	17,0	völlig geschlossen. Noch reizbar.
27	7 Mrg.	16,2	Oeffnung der Blättchen c. 130°.
	9 „	15,0	„ „ „ mehr als 180°.
	1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> Mttg.	17	„ „ „ etwa 180°.
	3 „	16,2	„ „ „ ebenso.
	7 Abd.	16,0	„ „ „ 90° bis 120°.
	9 „	16,5	ganz geschlossen.
28	7 Mrg.	16,3	Oeffnung der Blättchen 180°. Blättchen nicht, Polster der Stiele wenig reizbar.
	1 Mttg.	16,8	ebenso.
	9 Abd.	16,5	untere Blättchen offen, obere halb offen, sehr wenig reizbar.

Um 9 Uhr Abends wurde die Pflanze an das Fenster gestellt, wo sie in der Nacht die letzte Spur von Reizbarkeit verlor, denn am nächsten Morgen war sie wohl in Tagstellung aber gegen jeden mechanischen Reiz völlig unempfindlich; diesen Zustand der Starre behielt sie den ganzen Tag, auch schlossen sich die Blättchen am Abend nicht. Am 30. Morgens bei 16° C. waren die Blättchen noch starr, die Stiele reizbar; am Abend schlossen sich die Blätter und am nächsten Tage war die Pflanze wieder in fast normalem Zustand.

Auch bei dieser Pflanze waren die Blättchen wenigstens am ersten Tage in beständiger Oscillation, dieselbe wurde aber um so langsamer, je mehr sie sich dem Starrezustand näherte; auch hier war die für die Dunkelstarre charakteristische Stellung eingetreten; die Blättchen öffneten sich weit über 180°, die sekundären Stiele schlugen sich abwärts, die Hauptstiele standen fast horizontal.

Ich lasse nun zunächst zwei Beobachtungsreihen an zwei Exemplaren von *Acacia lophantha*. Die Blätter dieser Pflanze sind für Erschütterung

unempfindlich, unterliegen aber dem Lichtreiz, indem sie sich bei plötzlicher Verdunkelung schliessen, bei Beleuchtung öffnen, und zeigen ausserdem sehr energische periodische Bewegungen. Im Finstern dauern dieselben einige Tage lang fort, werden dann unregelmässig und hören endlich auf; bringt man alsdann die Pflanze abwechselnd an das Licht und in's Finstere, so bleiben ihre Blättchen immer in derselben starren Stellung. Sowie bei der Mimose ist aber auch hier eine dauernde Insolation im Stande, die Beweglichkeit in beiden Richtungen wieder herzustellen, die periodische Bewegung und die Fähigkeit, für Lichtwechsel reizbar zu sein, tritt dann wieder ein.

Am 20. April 1863 wurde eine junge, mit neun schönen und sehr gesund aussehenden Blättern versehene *Acacia lophantha* in einen Holzschrank gestellt, in welchem auch der Thermometer dicht neben der Pflanze hing.

Die Beobachtungen wurden hier stündlich gemacht, ich nehme aber in die Tabelle, um sie nicht übermässig lang zu machen, nur diejenigen Beobachtungen auf, wo sich irgend eine Aenderung zeigte; wo in der Tabelle 4—10 Stunden übersprungen sind, bedeutet dies so viel, dass in dieser Zeit keine merkliche Aenderung eintrat.

April 1863	Stunde	° C.	<i>Acacia lophantha</i> im Finstern.
20	9 Abd.	17,5	Nachtstellung.
21	6 Mrg.	17,5	Blättchen auf 90° geöffnet.
	8 „	17,5	mehr geöffnet.
	12 Mttg.	18,0	Blättchen auf 180° geöffnet.
	6 Abd.	17,5	Blättchen c. 60° bis 70° geöffnet.
	9 „	17,0	die älteren halb offen, die jüngeren ganz geschlossen.
22	6 Mrg.	17,0	Blättchen c. 130° geöffnet, Seitenstiele unregelmässig abwärts.
	8 „	17,8	Blättchen ca. 180° geöffnet, sekundäre Stiele unregelmässig.
	12 Mttg.	18,0	ebenso.
	4 Abd.	18,7	Blättchen beginnen sich zu schliessen.
	9 „	18,0	untere Blätter offen, obere halb offen.
23	7 Mrg.	17,7	alle Blättchen regelmässig plan ausgebreitet.
	12 Mttg.	16,2	ebenso.
	10 Abd.	16,2	ebenso.
24	6 Mrg.	15,6	ebenso, die oberen nicht ganz plan.
	12 Mttg.	16,2	sämmtliche Blätter ganz offen (180°).
	10 Abd.	15,6	ebenso, obere Blätter unregelmässig.
25	6 Mrg.	15,0	sämmtlich offen, plan ausgebreitet.

Die Pflanze hatte also seit 48 Stunden ihre periodische Bewegung bis auf geringe Spuren eingestellt. Sie wurde nach der letzten Beobachtung

an das Fenster gebracht, wo sie bei trübem Himmel, binnen 2 Stunden ihre Blättchen stark abwärts stellte (Öffnungswinkel weit über  $180^\circ$ ), dann traten auch geringe Stellungsänderungen an den sekundären Stielen ein. Um 12 Uhr Mittag wurde diese dunkelstarre und eine im normalen Zustande befindliche *Acacia* in das Finstere gestellt: jene veränderte ihre Blattstellung nicht, die Blättchen blieben offen, die andere dagegen nahm binnen 1 Stunde tiefste Nachtstellung an. Alsdann wurden beide an das Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blattlage ebenfalls unverändert beibehielt, die normale Pflanze ihre vorhin geschlossenen Blätter in einer Stunde bei trübem Himmel wieder öffnete. Am Abend dieses Tages blieben (um 5 Uhr) die unteren 6 Blätter noch starr offen, die oberen (8 u. 9) schlossen sich; am nächsten Tage kehrte die periodische Bewegung vollständig wieder. Die Pflanze hatte keinen Schaden genommen, sie vegetirt jetzt noch kräftig fort.

Am 25. Juni wurde das andere Exemplar in's Finstere gestellt; die Temperatur schwankte diesmal zwischen  $20^\circ \text{C.}$  und  $25^\circ \text{C.}$  im finstern Raum. Es dauerte diesmal 12 Tage bis jede Spur von periodischer Bewegung im Finstern verschwand; die unteren Blätter wurden schon am 4. Tage unbeweglich, und das Aufhören der periodischen Bewegung schritt an dem Stamme aufwärts fort, die jüngsten Blätter wurden zuletzt starr. Als sie am 12. Tage an die Sonne gestellt wurden, fielen die Blättchen der unteren Blätter ab, die oberen aber schlossen sich halb, diese Stellung behielten sie auch in der folgenden Nacht; am 13. Tage trat die periodische Bewegung wieder ein.

Ganz ähnlich wie *Acacia* verhält sich *Trifolium incarnatum* bei dauernder Finsterniss. Im normalen Zustand sind bekanntlich die drei Blättchen während des Tages plan ausgebreitet, in der Nacht aber nach oben zusammengeschlagen; sie sind für Lichtwechsel reizbar, indem sie sich bei Verdunkelung schliessen, durch Tageslicht aber wieder öffnen. Diese Beweglichkeit wird auch hier durch lange Verdunkelung beseitigt, die Blättchen werden dunkelstarr. Zu den Beobachtungen wurden Pflanzen, welche ich in Blumentöpfen erzogen hatte, benützt.

Am 20. März 1862 wurde ein mit zahlreichen Blättern versehenes *Trifolium incarnatum* um 12 Uhr, als die Blättchen sich in Tagstellung befanden, in einen finstern Raum gestellt.

Um 4 Uhr Nachmittag: die meisten Blättchen aufwärts gerichtet.

Um 9 Uhr Abends: sämmtliche Blättchen aufwärts (Nachtstellung).

Am 21. März:

Um 7 Uhr Morgens: sämmtliche Blättchen in Tagstellung (flach), den ganzen Tag über ebenso.

Um 9 Uhr Abends: die meisten in Nachtstellung, einige offen, flach ausgebreitet.



Am 22. März:

Um 7 Uhr Morgens: sämmtlich in Tagstellung, flach ausgebreitet.

Um 12 Uhr Mittags: die Blättchen abwärts gerichtet.

Um 8 Uhr Abends: ebenso, etwas unregelmässig.

Am 23. März:

Um 8 Uhr Morgens: die meisten Blättchen in Tagstellung, einige in Nachtstellung.

Um 3 Uhr Nachmittag: sämmtlich flach ausgebreitet.

Um 9 Uhr Abends: sämmtliche Blättchen abwärts gerichtet.

Am 24. März:

Um 7 Uhr Morgens: die meisten Blättchen abwärts gerichtet, einige in Nachtstellung.

Die Blättchen hatten eine Stellung angenommen, welche im normalen Zustand niemals eintritt und welche charakteristisch für die Dunkelstarre ist.

Am 24. März wurde die Pflanze an das Fenster gestellt; die Blättchen behielten selbst nach dreistündiger Besonnung noch ihre starre Stellung, aber am Abend nahmen sie ihre gewohnte Nachtstellung wieder an und verhielten sich am nächsten Tage wieder normal.

Mehrere andere im Frühjahr 1862 gemachte Versuche führten zu demselben Resultat.

Dass die periodische Bewegung im Finstern auch hier nicht vom Temperaturwechsel abhängt, davon überzeugte ich mich durch eine Beobachtungsreihe, welche am 29. September 1863 begann und drei Tage lang fortgesetzt wurde; die Temperatur in dem finsternen Kasten schwankte in den beiden ersten Tagen nur zwischen  $15,5^{\circ}\text{C.}$  und  $15,8^{\circ}\text{C.}$ , und die geringen Schwankungen selbst lassen keine Beziehung zu den periodischen Bewegungen erkennen.

*Oxalis acetosella*, wovon ich zwei Exemplare, die im Wald erwachsen waren, den ganzen Sommer über in Töpfen kultivirte, ist für derartige Beobachtungen nicht sehr ermuthigend, da sowohl die periodischen wie die Reizbewegungen mit grosser Langsamkeit stattfinden.

Ein im Mai 1863 in's Finstere gestelltes Exemplar zeigte bei  $20\text{--}22^{\circ}\text{C.}$  (im Finstern) am ersten Tage eine Verdoppelung der Periode, sie öffnete sich Morgens um 6 Uhr, dann stellten sich die Blättchen bis 10 Uhr halb abwärts, um 12 Uhr Mittag standen sie wieder kelchartig aufwärts, diese Stellung behielten sie bis 7 Uhr Abends, in der Nacht wurden die Stellungen unregelmässig, einige stellten sich horizontal, andere abwärts. Geringe und sehr unregelmässige Stellungsänderungen erfolgten auch in den folgenden Tagen, sie hörten am 23. Mai, also am siebenten Tage völlig auf, indem sich die Blättchen sämmtlich horizontal stellten; selbst am 7. Tage war die Reizbarkeit noch nicht ganz verschwunden, starke Erschütterung bewirkte noch eine geringe Senkung des Blättchens. An das Fenster gestellt, nahm

die Pflanze nach einigen Tagen ihre Bewegung wieder an, doch hatte sie sehr gelitten, die meisten Blätter verdarben.

Interessanter ist die Thatsache, dass *Oxalis acetosella* bei einer Beleuchtung, wo *Mimosa pudica* in wenigen Tagen starr wird, nicht nur fortfährt zu wachsen, sondern auch Periodicität und Reizbarkeit behält. Ein Exemplar liess ich im Juni, Juli, August und September an der Hinterwand meines Zimmers stehen, wo *Tropaeolum*, *Phaseolus*, *Polygonum Fagopyrum* stark vergeilen und *Mimosa* bald dunkelstarr wird; die *Oxalis* blieb grün, brachte neue Blätter und behielt ihre Reizbarkeit. Der Charakter der Schattenpflanze machte sich somit sehr entschieden geltend. Cohn<sup>1)</sup> fand, dass die Blätter von *Oxalis acetosella* schon nach dreitägiger Verdunkelung Tag und Nacht horizontal stehen blieben, sie waren dann aber noch reizbar. Die Blätter nahmen, als die Pflanze dann an das Fenster gestellt wurde, die Stellung nach oben an, indem sie eine Hohlpyramide bildeten. Cohn's Deutungen kann ich nach meinen bisherigen Angaben natürlich nicht ganz gelten lassen.

Alle meine Beobachtungen führen zu dem Resultat, dass die Dunkelstarre der Blätter mit einer Stellung verbunden ist, die merkwürdiger Weise der normalen Tagstellung sehr ähnlich ist. Trotz dieser Aehnlichkeit darf aber die eigentliche Tagstellung mit der Starrestellung nicht identifizirt werden; denn jene wird durch plötzliche Beschattung in Nachtstellung übergeführt; diese dagegen ist für Lichtwechsel ganz unempfindlich. Auch zeigt *Mimosa* und *Acacia*, dass die echte Tagstellung schon äusserlich von der Starrestellung verschieden ist; bei *Oxalis* und *Trifolium* kann dies wegen des einfachen Blattbaues nicht so hervortreten.

Auch Blätter, welche niemals periodische Bewegungen zeigen und durch Lichtwechsel keine Stellungsänderung erfahren, nehmen bei lange dauernder Verfinsterung eine eigenthümliche Lage an, die man als ein Analogon der Dunkelstarre-Stellung betrachten darf. Lässt man im Licht erwachsene Pflanzen von *Brassica Napus* einige Tage lang im Finstern stehen, so schlagen sich die beiden Seitenhälften der Lamina abwärts, oft so stark, dass sie sich mit der Unterseite unterhalb des Mediums berühren; genau dasselbe thun die Blätter von *Papaver somniferum*. Ein Monatsrosenstock, der 8 Tage im Finstern stand, zeigte etwas Aehnliches: die Blättchen waren stark abwärts gerichtet, nach unten konkav; der sie tragende Stiel war ebenfalls stark konkav nach unten gebogen; später breiteten sich die Blätter am Licht wieder flach aus.

### III. Trocken-Starre.

So nenne ich einen Zustand von Unbeweglichkeit, den die Blätter von *Mimosa pudica* dann annehmen, wenn die Wurzeln nicht genug Wasser im

1) Bericht der Verhandlungen der bot. Sektion der schlesischen vaterländ. Gesellsch. 1859. p. 57.

Boden vorfinden. Im Sommer 1863 liess ich mehrfach einzelne Töpfe mit Mimosen unbegossen, während die daneben am Fenster stehenden immer feucht erhalten wurden; die Kleinheit der Töpfe und die Lockerheit der Erde bedingten bei der hohen Temperatur ein rasches Austrocknen des Bodens. Mit zunehmender Trockenheit desselben nimmt die Reizbarkeit der Blätter sichtlich ab; wenn die Erde sehr trocken geworden ist, tritt eine fast absolute Starrheit der Blätter ein; sich selbst überlassen, stellen sich die Hauptstiele horizontal; die Blättchen breiten sich halb oder ganz aus; heftiger Schlag und Erschütterung bewirkt keine Senkung der Stiele. Diese durch Wassermangel erzeugte Starrheit wird binnen 2—3 Stunden gelöst, wenn man die Erde begiesst.

Die Trockenstarre ist nicht etwa mit Welkheit zu verwechseln, obwohl sich diese natürlich später auch einfindet. Wären bei der Trockenstarre die Bewegungsorgane welk, schlaff, so würden die Stiele und Blättchen der Schwere folgen; die horizontale Stellung der Stiele beweiset aber das Gegentheil; es ist hierbei daran zu erinnern, dass sehr reizbare Mimosenblätter nach starkem Reiz, besonders Abends, sich so tief abwärts krümmen, dass sie mit dem Stamme fast parallel liegen. Dies ist zwar keine Folge von Schlaffheit, wie Brücke gezeigt hat; aber es beweiset, dass die Polster sich in diesem Grade krümmen können; wenn nun die Trockenstarre mit entschiedener Schlaffheit verbunden wäre, so würden die Blätter wahrscheinlich ganz abwärts hängen, nicht aber horizontal stehen. Man darf das Verhalten vielleicht so ausdrücken: bei der Trockenstarre sei allerdings zu wenig Wasser in den betreffenden Zellen, aber doch immer noch so viel, um den gewöhnlichen Spannungszustand der Gewebe, wie er bei nicht reizbaren Geweben besteht, zu unterhalten; dagegen im beweglichen Zustand enthalten die betreffenden Gewebe weit mehr Wasser, wodurch die Spannung auf ein Maximum gesteigert und die von Hofmeister angedeuteten Vorgänge herbeigeführt werden<sup>1)</sup>.

#### IV. Verschiedene andere Starre-Zustände.

Dutrochet zeigte, dass die Durchdringung der Gewebe mit atmosphärischer Luft eine Bedingung des beweglichen Zustandes ist, dass die Entziehung der Luft sowohl die periodische Bewegung als die Reizbarkeit aufhebt; den so eingetretenen Starrezustand schreibt er vorzugsweise der Abwesenheit des Sauerstoffes zu und nennt ihn daher Asphyxie. Er zeigte<sup>2)</sup>, dass eine im Topf stehende Mimose unter dem Recipienten der Luftpumpe bei den ersten Zügen ihre Blätter zusammenfaltet, dass sie aber bei hergestelltem Vakuum

<sup>1)</sup> Vergl. Hofmeister, Flora 1862, p. 502 ff.

<sup>2)</sup> Dutrochet mém. pour serv. I. p. 562, 563.



ihre Blättchen wieder halb öffnet und ihre Hauptstiele aufrichtet. Er bemerkt ausdrücklich, dass diese Stellung derjenigen sehr ähnlich sei, welche sie nach langer Dunkelheit annahmen; die Blätter machten im Vakuum keine Schlafbewegung und waren gegen Erschütterung völlig unempfindlich. An der Luft nahmen sie nach und nach ihre Beweglichkeit wieder an. Er giebt ferner an, dass die Blätter von *Robinia pseud-acacia* in lufthaltigem Wasser ihre periodischen Bewegungen fortsetzen, dass sie dagegen in luftlcerem Wasser unbeweglich sind und dabei die entschiedenste Tagstellung (der Dunkelstarre entsprechend) annehmen. Dutrochets Angaben über die Blüthen von *Mirabilis*, *Ipomaea*, *Convolvulus* glaube ich hier ganz übergehen zu dürfen, indem ich überzeugt bin, dass die von ihm studirten Phänomene des Aufblühens und Verblühens mit den periodischen Bewegungen überhaupt nichts zu thun haben und noch weniger als Reizerscheinungen zu betrachten sind; das einmalige Aufblühen und das einmalige Schliessen abgeblühter Blumen ist offenbar ein Akt, der wohl mit der Entfaltung eines Blattes, nicht aber mit den periodischen Bewegungen eines solchen verglichen werden muss. Dagegen ist hier an seine Angabe zu erinnern, wonach die Blüthen von *Leontodon*, *Taraxacum* und *Sonchus oleraceus*, welche sich periodisch öffnen und schliessen, unbeweglich werden, wenn sie sich im Vakuum befinden (a. a. O. p. 471).

Es ist nicht ganz leicht, Dutrochets Ansicht über die Ursache der Starrheit, welche durch Evakuuation hervorgebracht wird und über den Zusammenhang dieser Thatsache mit der Dunkelstarre, völlig klar aufzufassen (a. a. O. 559—563), aber ich glaube, sie lässt sich annähernd so resumiren: Im Grunde ist die durch dauernde Dunkelheit und die durch Evakuuation hervorgebrachte Unbeweglichkeit derselben Ursache zuzuschreiben, nämlich dem Mangel an Sauerstoff; bei der Evakuuation wird derselbe dem Gewebe direkt entzogen, bei dauernder Dunkelheit dagegen trete im Gewebe Mangel an Sauerstoff ein, weil die Pflanze ohne Sonnenlicht keinen solchen ausscheidet (p. 563 a. a. O.); ich glaube, gestützt auf die neueren Untersuchungen von Kabsch, kann man dieser Ansicht beiflüchten, aber mit der Abänderung des Schlusssatzes, dass im Finstern nicht sowohl das Aufhören der Sauerstoffausscheidung, als vielmehr die Erfüllung aller Gewebe der Pflanze mit Kohlensäure die Ursache der Dunkelstarre ist; man könnte also folgenden Satz aufstellen: Die Entziehung der atmosphärischen Luft bewirkt denselben Zustand von Starrheit, wie eine lang anhaltende Verdunkelung; in beiden Fällen wird die Einwirkung des Sauerstoffes auf das lebendige Gewebe verhindert, im ersten Falle nämlich wird er unmittelbar weggenommen, bei der Dunkelstarre dagegen tritt wohl Sauerstoff in das Gewebe, aber derselbe dient hier zur Bildung von Kohlensäure, die ihrerseits ohne Licht nicht zersetzt wird, sich daher im Gewebe anhäuft und dieselbe Wirkung hervorbringt, als ob man die Pflanze in eine Atmosphäre von Kohlensäure gesetzt hätte.

Es bleibt hierbei aber unbestimmt, ob die Kohlensäure nur dadurch wirkt, dass sie die Einwirkung des Sauerstoffes hindert, oder dadurch dass sie selbst nach Art einer giftigen Substanz das Gewebe angreift. (Diese Ansichten dürften gegenwärtig nur noch historisches Interesse haben. Zusatz 1892).

Kabsch (bot. Zeitung 1862 p. 342) fand, dass die reizbaren Staubfäden von Mahonia und Berberis bei Evakuation auf 20 bis 24 Mill. sich zum Stempel hinneigen, dann aber zurückgehen und fortan unempfindlich gegen Reize sind; an der freien Luft wurden sie dann wieder reizbar. Die Staubfäden von Helianthemum verloren ihre Reizbarkeit, wenn die Evakuation auf 5 bis 10 Linien stieg, erhielten diese Eigenschaft aber wieder, als sie an die Luft gebracht wurden. Für Mimosa pudica bestätigen die Versuche von Kabsch die Angaben Dutrochet's und er fand zudem, dass die im Vakuum für Erschütterung unempfindliche Pflanze noch durch den Induktionsstrom reizbar ist.

Sehr interessant sind seine Angaben über die Wirkung verschiedener Gase.

Er fand, dass in einer Umgebung von reiner Kohlensäure die Reizbarkeit der Staubfäden von Berberis (für Erschütterung) fast momentan aufhörte (p. 346 a. a. O.); blieben diese 3 bis 4 Stunden in der Kohlensäure so trat dann die Reizbarkeit erst nach einigen Stunden wieder ein. Geringere Mengen von Kohlensäure (30 bis 40<sup>0</sup>/<sub>0</sub>) mit atmosphärischer Luft gemischt, waren ohne Wirkung auf die Reizbarkeit, ein grösserer Prozentsatz machte sie aber starr.

Im Stickgase verschwand die Reizbarkeit sehr bald (p. 347) und wenn die Staubfäden nur 10 bis 15 Minuten darin verweilt hatten, so kehrte sie dann bei Zutritt der Luft wieder; längeres Verweilen wirkte schädlich.

Kohlenoxydgas zu 20—25<sup>0</sup>/<sub>0</sub> mit Luft gemischt „vernichtete“ die Reizbarkeit; dagegen störten selbst 50<sup>0</sup>/<sub>0</sub> Wasserstoff mit Luft gemischt die Reizbarkeit der Berberisstaubfäden nicht; reines Wasserstoffgas brachte bei kürzerem Aufenthalt (10—15 Minuten) in demselben vorübergehende Starre, bei längerem Verweilen bleibende Unempfindlichkeit hervor.

Stickoxydulgas ist indifferent, die Empfindlichkeit der Berberisstaubfäden hörte erst mit ihrem Tode auf.

In reinem Sauerstoffgas tritt erst nach  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde der Starrezustand ein, von dem sich die Staubfäden dann an der Luft wieder erholen.

Im Stickoxydgas beugen sich die Staubfäden nach  $1\frac{1}{2}$ —2 Minuten zum Stempel und verlieren ihre Reizbarkeit.

In Ammonikgas trat bei den Berberisstaubfäden nach 2 bis 5 Minuten eine Bewegung wie nach einem Reize ein, bald herausgenommen „erholen“ sie sich wieder (p. 355), sie scheinen also eine Zeit lang starr zu bleiben.

Diese Angaben von Kabsch zeigen also, wie verschiedene Gase im Stande sind, an einem reizbaren Organ „vorübergehende Starrezustände“ hervorzubringen. Einstweilen beweisen diese Erscheinungen aber nichts in

Bezug auf den Mechanismus der Bewegungen, und ich kann Kabsch nicht beistimmen, wenn er aus seinen sehr interessanten Versuchen folgert, dass bei dem Mechanismus der Bewegung die Turgescenz (Spannung durch Diffusionsprozesse veranlasst) als mitwirkende Ursache aufzugeben sei (p. 356). Warum ich der Beweisführung von Kabsch nicht beitreten kann, lässt sich vielleicht am besten durch ein Gleichniss klar machen. Angenommen, es wüsste Niemand, auf welchen Prinzipien die Bewegung einer Uhr beruht, und es käme darauf an, das Problem zu lösen. Da würden verschiedene Forscher verschiedene Wege einschlagen; die einen würden sich das Uhrwerk genau ansehen und daraus den Mechanismus erklären; aber es wäre auch Niemanden verwehrt, eine gehende Uhr in's Wasser zu legen, oder sie mit verschiedenen Säuren zu behandeln u. dgl. mehr. Hierbei würde der Gang der Uhr manche Unregelmässigkeiten zeigen, und wenn die Feder rostet, oder durch Säuren halb aufgelöst, ihre Spannkraft verliert, so wird sie aufhören zu gehen. Wenn nun die mechanische Untersuchung des Uhrwerks gezeigt hat, wie die Spannkraft der Feder das Werk in Bewegung hält, so ist damit der Mechanismus erklärt; und wenn die chemische Veränderung der Feder durch Oxydation u. dgl. die Uhr zum Stehen bringt, so ändert das nicht das Geringste an der Wahrheit der mechanischen Erklärung, es wird dadurch nur die weitere Thatsache konstatirt, dass die Feder aus einem Stoff besteht, der auf diese oder jene Weise seine innere Struktur ändert und dadurch aufhört, dem Mechanismus der gegebenen Art zu dienen. So ist es nun auch mit den Bewegungsorganen der Pflanze; wenn es gelingt, aus der Spannung zwischen der Expansibilität der einen Gewebe und der Elasticität anderer die Bewegungen zu erklären, so ist das für die mechanische Seite der Frage genügend; wenn sich aber zeigt, dass bestimmte Wärmegrade, Lichtgrade, bestimmte chemische Kräfte nöthig sind, den beweglichen Zustand zu erhalten, so schliesse ich daraus, dass die molekulare Zusammensetzung der Bewegungsorgane von jenen Agentien abhängt; so wie die Feder in der Uhr durch einen chemischen Prozess unfähig gemacht werden kann, ihre mechanische Wirkung zu üben, so können auch die Zellen durch chemische und physikalische Einflüsse die Fähigkeiten verlieren, die eigenthümlichen Spannungserscheinungen zu zeigen, die sie im normalen Zustande bieten. Die in der vorliegenden Abhandlung gemachten Mittheilungen haben mit dem Mechanismus der Bewegungen also nichts zu thun, sie zeigen vielmehr, wie der dazu nöthige Zustand der Zellen von verschiedenen äusseren Agentien abhängt. Allerdings wird dadurch auch die mechanische Auffassung der Bewegungserscheinungen in sofern berührt, als nun die Frage entsteht, welche Molekular-Vorgänge sind es, die das Licht, die Wärme, die Gase u. s. w. in den Zellen veranlassen, dieselben bald fähig, bald unfähig zu Bewegungen zu machen. (Schluss 1892 gestrichen). Bonn, den 6. Oktober 1863.



#### IV.

### Ueber die obere Temperatur-Grenze der Vegetation.

1864.

(Aus der „Flora“, Regensburg 1864.)

Es sind zwei verschiedene aber zusammengehörige Fragen, zu deren Beantwortung das Folgende einen Beitrag liefern soll; nämlich 1. welche höchsten Temperaturgrade können Pflanzen ohne Beschädigung ertragen? und 2. welche Veränderungen finden in den Zellen statt, wenn diese obere Temperaturgrenze überschritten und das Gewebe durch zu hohe Temperatur getödtet wird?

Die Behandlung dieses Themas liefert die kontrastirende Ergänzung zu den Untersuchungen über das Erfrieren, wobei ebenfalls zuerst die Frage nach der Temperaturänderung, welche das Erfrieren bedingt in Betracht kommt, während andererseits die Veränderungen studirt werden müssen, welche bei dem Kältetod in den Zellen eintreten. Wenn sich an die obigen Fragen ein geringeres praktisches Interesse knüpft, als an das Studium des Erfrierens, so leuchtet es dagegen auch von selbst ein, dass der theoretische Werth in beiden Fällen derselbe ist; im einen wie im anderen kommt es darauf an, die Grenzwerte der Temperatur kennen zu lernen, in welche die Existenz der Vegetation gewissermassen eingeschlossen ist; neben der genauen Kenntniss der Organisation und der Einsicht in die Funktionen der Organe, scheint mir nichts so geeignet, den Begriff des Lebens aufzuheben, als die Aufsuchung der äussersten Grenzen, innerhalb deren die äusseren Einflüsse die Lebensvorgänge gestatten und ausserhalb deren das Lebendige den Gesetzen der unorganischen Welt verfällt. Zum Begriff des vegetabilischen und des organischen Lebens überhaupt, gehört es u. A. als ein wesentliches Merkmal, dass es nur bei gewissen Temperaturgraden, nur bei gewissen Lichtintensitäten, nur bei gewisser Zusammensetzung des Bodens und der Luft u. s. w. möglich ist.

# I. Die höchsten Temperaturen, welche Pflanzen ohne Beschädigung ertragen.

Senebier berichtet (Physiol. végét. III. 284), Secondat habe „*Tremella reticulata*“ zu Dax in einem Bassin wachsen sehen, wo das Wasser 49° (ob. C. ob. R. ist nicht gesagt) warm war. Ganz unbrauchbar ist die Angabe, Sonnerat habe *Vitex agnus castus*<sup>1)</sup> neben einer Quelle von 69° gefunden<sup>2)</sup> und ebensowenig Werth hat die Notiz, dass nach Forster auf der Insel Tanna am Fusse eines Vulkans dieselbe Pflanze wachse, indem der Boden 210° F. (also fast 99° C.) zeige, da nicht ausdrücklich angegeben ist, wie hoch die Temperatur zwischen den Wurzeln war. Wie wenig zuverlässig die Angaben Senebier's sind, erhellt aus der Notiz, dass in Karlsbad die „*Conferva thermalis*“ in Wasser von 145—150° F. (d. h. 63—65° C.) wachsen, während es nach neueren Angaben erst dann Algen enthält, wenn es bis unter 55° C. und noch tiefer abgekühlt ist. Senebier macht endlich noch die Angabe, dass nach Adanson der Sand am Senegal, in welchem Pflanzen wachsen, sich bis 61<sup>1</sup>/<sub>3</sub>° R. (also 76,7° C.) erwärme.

P. De Candolle (Physiol. übers. v. Röper II p. 661) sammelte in Balaruck *Aster tripolium*, deren Wurzeln von Wasser bespült wurden, welches 30° R. (37,5° C.) zeigte; Ramond habe *Verbena officinalis* in Bagnères am Ufer eines Baches, dessen Wasser 31° R. (38,5° C.) hatte, gefunden. Bedeutungslos ist die Notiz, Desfontaine habe mehrere Pflanzen in der Nähe der heissen Quellen von Bona in der Berberei, deren Wärme 77° (C. ?) betrage, gesehen. In Plombières sollen nach De Candolle *Oscillarien* in Wasser von 51° (R. ?) leben<sup>3)</sup>.

J. F. Schouw (die Erde, die Pflanze und der Mensch 1851 p. 120) sagt, Tenore habe *Cyperus polystachios* und *Pteris longifolia* in Mitten des aufsteigenden Dampfes der heissen Fumarolen auf Ischia und in einer so heissen Erde wachsen sehen, dass man sich verbrüht, wenn man sie mit den Wurzeln ausgräbt. Schouw giebt die Fumarola di Frusso und Caciotto als Standorte an.

Ehrenberg (citirt bei M. Schultze: das Protoplasma 1863 p. 49) fand auf Ischia in heissen Quellen Filze von grünen und braunen organischen

1) Senebier spricht im Plural von *Vitex et Agnus castus*.

2) Bei De Candolle (Physiol. übers. von Röper II. 661) heisst es 61° R.

3) Es hat immerhin auch jetzt noch einiges Interesse, derartige Angaben, wie die obigen, mit zu erwähnen, weil sie mehr als lange kritische Darlegungen erkennen lassen, in welchem Zustande sich die pflanzen-physiologische Litteratur noch in der 1. Hälfte unseres Jahrhunderts befand und welche Art von Vorarbeiten ich beachten musste, als ich mich am Schluss der 50er und dem Anfang der 60er Jahre mit den Temperaturfragen beschäftigte. Zusatz 1892.

Massen, welche aus lebenden Eunotien und grünen Oscillarien bestanden; das Thermometer in diese heissen Filze eingesenkt, soll  $65-68^{\circ}$  R. d. h.  $81-85^{\circ}$  C. gezeigt haben.

Dagegen fand Cohn (Flora 1862 p. 539) im Karlsbader Sprudel von  $44^{\circ}$  R. ( $55^{\circ}$  C.) noch keinerlei Vegetation; erst wo das Wasser auf  $43-35^{\circ}$  ( $54-44^{\circ}$  C.) abgekühlt ist, findet sich darin hellgrüne Leptothrix lamellosa und bei  $35-25^{\circ}$  R. ( $44-31^{\circ}$  C.) wachsen Oscillarien und Masticholaden. Dasselbe hatte Agardh 1827 gefunden. Nach einer von Hoffmann eitirten Angabe Regels (botan. Ztg. 1863 p. 318) soll dort selbst bei  $40^{\circ}$  noch keine Vegetation zu sehen sein, und Leptothrix erst bei und unter  $38^{\circ}$  (R. ?) auftreten; die Oscillarien sollen einer noch tieferen Temperatur angehören.

Alle diese Beobachtungen betreffen die Frage, ob Pflanzen oder einzelne Pflanzentheile beständig oder während längerer Zeit eine bestimmte hohe Temperatur ertragen. Hierher gehören nun auch die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen. Ich zeigte (Jahrb. für wiss. Bot. II. 364) dass Zea Mais, Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo binnen 48 Stunden keimten, während der neben den Samen und der Erde steckende Thermometer im Mittel  $34^{\circ}$  R. ( $42,5^{\circ}$  C.) angab, wobei jedoch ein Maximum von  $37^{\circ}$  R. ( $46,2^{\circ}$  C.) während einiger Stunden eintrat. Weizen keimte nicht, wenn die Temperatur bis  $37^{\circ}$  R. stieg, er keimte aber bei einer mittleren Temperatur von  $30,6^{\circ}$  R., wenn das Maximum nicht über  $34,5^{\circ}$  ( $43,1^{\circ}$  C.) stieg. Für Gerste fand ich die höchste Keimungstemperatur zwischen  $29-30^{\circ}$  R. ( $36-37,5^{\circ}$  C.). Erbsen keimten noch, als die Mitteltemperatur  $30,6^{\circ}$  R. betrug und das Maximum zeitweilig auf  $34^{\circ}$  R. ( $42,5^{\circ}$  C.) stieg.

Wenn es sich bei den bisherigen Angaben darum handelte, ob sämtliche oder einzelne Wachsthumserseheinungen bestimmter Pflanzen noch bei gewissen hohen Temperaturen stattfinden, so ist es dagegen eine andere Frage, wie hoch für kurze Zeit (einige Minuten bis Stunden) die Temperatur der umgebenden Luft und des Wassers steigen darf, ohne die Zellen zu beschädigen; es handelt sich hierbei nicht um das Stattfinden von Lebensvorgängen, sondern nur darum, ob die bereits vorhandene Organisation im Stande ist, einer gegebenen Temperatur während einer gewissen Zeit zu widerstehen. Die Beobachtungen von M. Schulze (a. a. O.), welche mit hierher gehören, werden indessen im zweiten Theil dieser Abhandlung noch weiter benützt werden und sollen dort ihre weitere Erwähnung finden. Dagegen entnehme ich hier einer Abhandlung von H. Hoffmann (botanische Zeitung 1863 Nro. 41 und 42) einige Mittheilungen, bevor ich meine eigenen, schon vor dem Erscheinen der Hoffmann'schen Arbeit gemaachten Beobachtungen beschreibe. Er kochte Flüssigkeit, in welcher Bakterien lebten,  $\frac{1}{2}-1-2$  Minuten lang, während die Oeffnung des die Flüssigkeit enthaltenden Reagensrohres mit einem Baumwollenstopfen verschlossen blieb um das etwaige Ein-



dringen lebender Bakterien von aussen her zu hindern. In mehreren Fällen war schon 1 Minute langes Kochen ausreichend, um alles Bakterienleben zu vernichten (p. 306 Anm.); in der Regel aber fanden sich nach einigen Tagen in der gekochten Flüssigkeit wieder lebende Bakterien. In Flüssigkeit, welche 8—10 Minuten bis  $\frac{1}{2}$  Stunde gekocht war, fand er später nur selten noch lebende Bakterien. Durch Kochen binnen 3—2—1 Stunde verschwanden sie völlig, d. h. sie waren bei dem ersten Wegnehmen des Wollenpfropfes nicht zu finden, obwohl sie sich später nach freier Berührung mit Luft wieder einstellten. Hoffmann schliesst: „Es ergibt sich hieraus, dass die Ammoniakbakterien mitunter selbst  $\frac{1}{2}$ stündiges Kochen ertragen können“. Diese Folgerung wird jedoch, wie ich glaube, sehr zweifelhaft durch die weitere Angabe (p. 315), „dass das Fortleben der Bakterien niemals nach sofortigem Wiederöffnen des Wattenpfropfs unmittelbar nach geschehener Erkaltung beobachtet werden konnte, sondern erst nach mehreren, mindestens 2 Tagen“. Eine definitive Deutung der Hoffmann'schen Beobachtungen halte ich dieser Bemerkung gegenüber für unmöglich. In zugeschmolzenen Röhren  $\frac{1}{2}$ —1—2 und mehr Minuten lang erhitzte Flüssigkeit (die Glasröhren lagen in siedendem Wasser), zeigte dann nach 1—18 Tagen niemals lebende Bakterien. Diese Angabe scheint doch entschieden dafür zu sprechen, dass die Bakterien die Siedhitze nicht überdauern. Nach Pasteur sollen trockene Sporen von *Penicillium glaucum*  $108^{\circ}$  C. fast unbeschädigt überdauern und selbst nach  $\frac{1}{2}$ stündigem Erwärmen auf  $119$  bis  $121^{\circ}$  C. grösstentheils entwicklungsfähig bleiben, doch erfolge die Keimung alsdann 2—4 mal langsamer als gewöhnlich;  $\frac{1}{2}$  Stunde auf  $127$ — $132^{\circ}$  C. erwärmt, keimen sie nicht mehr. Aehnlich verhält sich *Ascochloa elegans* (Vergl. De Bary in Flora 1862. 364 und die dort citirten Versuche mit erhitztem Staub). Hoffmann fand, dass die Sporen von *Uredo destruens* und *segetum* im trockenen Zustand ohne Schaden auf  $128^{\circ}$  C. erwärmt werden können, dass im Feuchten dagegen *U. segetum* bei  $58,5$  bis  $62^{\circ}$  C. und *U. destruens* bei  $70$ — $73^{\circ}$  C. getödtet wird. Nach Payen soll *Oidium aurantiacum* selbst  $120^{\circ}$  C. im keimfähigen Zustand überdauern<sup>1)</sup>.

Die Thatsache, dass trockene Sporen ohne Beschädigung höhere Temperaturen aushalten, als im feuchten Zustand, beleuchtet Hoffmann durch die Angabe, dass Eiweiss (welches in jenen vorkommen soll), wenn es bei niedrigerer Temperatur getrocknet worden ist, alsdann bis über die Siedhitze des Wassers erwärmt werden kann, ohne seine Löslichkeit einzubüssen, während es im feuchten Zustand schon weit unter der Siedhitze unlöslich wird, gerinnt. Indem das Eiweiss auch in den Zellen sich so verhalte, sei damit nach Hoffmann der Unterschied zwischen trockenen und feuchten

1) Auch mit Samen sind, wie ich mich erinnere, derartige Versuche gemacht worden, doch gelang es mir nicht, die Notizen darüber aufzufinden.

Sporen in ihrem Verhalten zu hohen Temperaturen erklärt. Dass diese Erklärung aber nicht genügt, folgt unmittelbar aus der auch von Hoffmann citirten Angabe von Lauder-Lindsay (botanische Zeitung 1861. 359), wonach in dem Wasser der Quellen von Laugarness (Island) zweierlei Conferen wachsen, obgleich darin Eier in 4—5 Minuten gesotten werden <sup>1)</sup>.

Ich wende mich nun zur Beschreibung meiner eigenen Versuche, welche mit Pflanzen aus den verschiedensten Klassen gemacht wurden.

Die Landpflanzen waren zum Zwecke dieser Versuche vorher in kleinen Blumentöpfen aus Samen erzogen worden. Um sie einer beliebig hohen Temperatur auszusetzen, wurden sie sammt ihrem Blumentopf in den Erwärmsungsapparat gestellt, den ich zu meinen früheren Versuchen über hohe Keimungs-Temperaturen und zu den vor Kurzem in der Flora mitgetheilten Beobachtungen über die Wärmestarre bei Mimosa benützt hatte; doch wendete ich hier, da es sich um kurze Zeiten handelte, als Heizmittel eine oder zwei Spirituslampen an. Ein Thermometer wurde in die Erde zwischen die Wurzeln gesteckt, ein anderes kurzes so angebracht, dass sich seine Kugel zwischen den Blättern befand. Ohne die Glasglocke abzuheben, konnten beide abgelesen werden. — Um die Temperatur in dem Luftraum unter der Glocke  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde und länger konstant auf einem bestimmten Grad zu halten, bedarf es bei der Heizung mit Spirituslampen grosser Aufmerksamkeit und Uebung. — Die Konstruktion des Apparates bringt es mit sich, dass mit steigender Temperatur auch die Quantität des Wasserdampfes unter der Glasglocke immerfort zunimmt; während der Versuchszeit war die Luft von 45° bis 50° und mehr beinahe mit Wasserdampf gesättigt, wie aus dem Umstand hervorgeht, dass eine Temperaturerniedrigung um 0,5—1° C. sogleich einen dichten Wasserniederschlag auf der Innenseite der Glocke bewirkte. Die Transpiration konnte also während der Versuchszeit nur unbedeutend sein, und die durch die angegebenen hohen Temperaturen erfolgte Tödtung darf daher auch nicht einer übermässigen Austrocknung der Blätter zugeschrieben werden; es folgt dies ohnehin aus der Thatsache, dass die Blätter während der Versuchsdauer (mit wenigen Ausnahmen) nicht welkten und selbst längere Zeit nach derselben sich frisch erhielten, selbst dann, wenn später sich zeigte, dass sie durch die Temperatur getödtet waren. Endlich zeigt der Umstand dass Blätter in Wasser getaucht bei minderer Temperatur getödtet werden, dass es nicht die Transpiration ist, welche die oberirdischen Pflanzentheile bei hohen Temperaturen in Luft tödtet, sondern dass dies einer unmittelbaren Beschädigung der organisirten Gebilde durch die Wärme zuzuschreiben ist.

---

<sup>1)</sup> Bei dem gegenwärtigen Stand der Bakterienkunde können auch diese Angaben nur noch historischen Werth beanspruchen. Zusatz 1892.

Neben diesen Versuchen, wobei sich die Blätter in erwärmter Luft befanden, wurden auch andere mit gleichen Pflanzen angestellt, um das Verhalten in warmem Wasser von bestimmter Temperatur zu prüfen. Wo es Landpflanzen betraf, wurden dazu ebenfalls eingewurzelte in Blumentöpfen erzogene Exemplare verwendet. Ein grosses Becherglas wurde durch Mischung mit Wasser von bestimmter Temperatur gefüllt und dann die Pflanze umgekehrt, so dass alle oberirdischen Theile in's Wasser tauchten, während der obere Rand des umgekehrten Blumentopfes auf zwei über den Glasrand gelegten Holzstäben ruhte <sup>1)</sup>).

Wasserpflanzen wurden im Wasser langsam erwärmt oder in solches von bestimmter Temperatur eingelegt. Um die Abkühlung des Wassers in beiden Fällen zu vermeiden, genügt es, ein Sandbad heiss zu halten und das Wassergefäss sogleich darauf zu setzen, wenn die Abkühlung sich an dem Thermometer im Wasser bemerklich macht. Durch wiederholtes Abheben und aufsetzen bei beständiger Beobachtung des Thermometers kann man die Temperaturschwankungen nach Belieben vermindern.

Es ist wahrscheinlich, dass dieselbe Pflanze im Stande ist, einer hohen Temperatur bei kurzer Wirkungsdauer zu widerstehen, während sie durch dieselbe bei länger anhaltender Wirkung getödtet werden würde. Demnach kann also von einem höchsten bestimmten Temperaturgrad, den eine Pflanze erträgt, nicht wohl die Rede sein. Ich habe mich daher darauf beschränkt, für willkürlich gewählte kürzere Zeiten (meist 10—30 Minuten) die höchste erträgliche Temperatur kennen zu lernen; ich musste mich aber selbst hierbei noch auf eine blossе Annäherung beschränken. Es leuchtet ein, dass eine scharfe Bestimmung des Temperaturgrades, bei welchem für eine gegebene Zeit der Wendepunkt zwischen Tod und Leben für eine Pflanze liegt, eine grosse Zahl von Versuchen erfordert, die ihrer Natur nach viel Zeit beanspruchen; ich hielt es daher unter den obwaltenden Umständen für vorläufig genügend, jenen Wendepunkt in ziemlich enge Grenzen einzuschliessen.

Meine Versuche mit eingewurzelten Pflanzen von *Nicotiana rustica*, *Curcubita Pepo*, *Zea Mais*, *Mimosa pudica*, *Tropaeolum majus*, *Brassica Napus* führen nun zu dem Resultat, dass keine dieser Pflanzen eine Temperatur von mehr als 51° C. in Luft auch nur 10 Minuten lang ohne starke Beschädigung oder völlige Tödtung erträgt, während sie Temperaturen zwischen 49—51° C. binnen 10 und selbst mehr Minuten ohne Beschädigung ertragen. Dagegen werden die Organe, welche die letztgenannten Temperaturen in der Luft überdauert haben, durch Berührung mit Wasser von derselben Wärme schon binnen 10 Minuten getödtet; der höchste erträgliche Temperaturgrad liegt also im Wasser für gleiche Organe niedriger als in der Luft. Dem

<sup>1)</sup> Es mag hier bemerkt werden, dass ich mit seltenen Ausnahmen von jeher zu meinen Versuchen Pflanzen benutze, die ich selbst ausdrücklich zu dem Zweck kultivirt habe. Zusatz 1892.



entspricht auch das Verhalten der Wasserpflanzen: *Vallisneria spiralis*, *Ceratophyllum demersum*, *Chara* (sp.) und *Cladophora*, von denen keine eine Temperatur von  $50^{\circ}\text{C}$ . binnen 10 Minuten im Wasser erträgt; *Vallisneria* und *Chara* gehen selbst durch  $45^{\circ}\text{C}$ . — 10 Minuten lang — völlig zu Grunde.

Alter und Art der Organe wirkt bestimmend auf ihre Fähigkeit, kürzere Zeit hohe Temperaturen zu ertragen: im Allgemeinen wird zuerst die Lamina der jungen, aber ausgewachsenen Blätter getötet; die jungen noch nicht ausgewachsenen Blätter und Knospentheile sind auffallend widerstandsfähiger; am längsten widerstehen alte, gesunde Blätter, die Blattstiele und die saftigen älteren Internodien.

Die Zeit, nach deren Verlauf die Tödtung bemerklich wird, ist nach der Höhe der Temperatur verschieden, je höher dieselbe ist, desto rascher erfolgt das Verderben der davon betroffenen Organe; bei Pflanzen, welche durch  $50$  bis  $51^{\circ}\text{C}$ . in Luft getödtet worden sind, vergehen oft mehrere Tage, ehe man eine auffallende Aenderung wahrnimmt. Merkwürdig ist es, dass Pflanzen, welche später völlig zu Grunde gehen, während der Versuchsdauer und einige Stunden, selbst Tage lang nachher, ein auffallend gesundes Aussehen, den höchsten Turgor zeigen. Dann werden die Blätter welk und runzelig und vertrocknen in kurzer Zeit so, dass man sie zu Staub zerreiben kann.

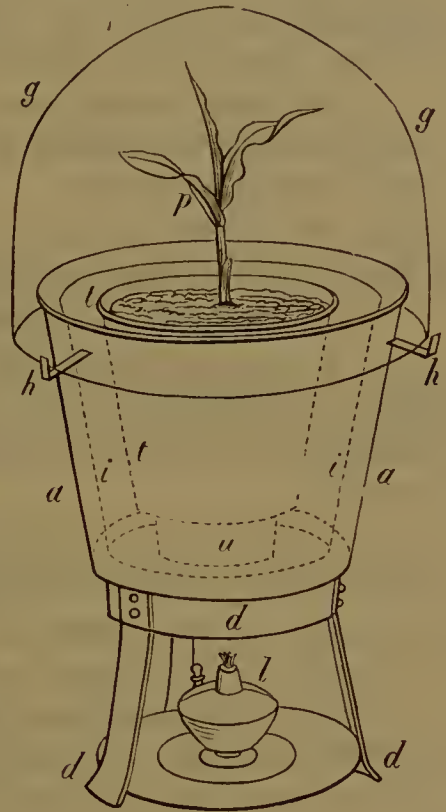


Fig. 4.

Derselbe Apparat, wie in Fig. 3 perspektivisch und als durchsichtig dargestellt. — *a* das äussere, *i* das innere Gefäss, zwischen beiden der Wasserraum — *t* der Blumentopf mit Erde gefüllt, darin die Maispflanze *p*. — *h* die drei Haken zur Aufstellung der Glasglocke *g* — *u* ein Untersatz für den Topf. — *d* das Eisengestell, Dreifuss, darin die Spirituslampe *l*. — Aus meiner Experimentalphysiologie von 1865. (Zusatz 1892.)

### Beobachtungen.

*Nicotiana rustica*, junge Pflanze mit 5—6 Blättern.

1. Am 24. Juli 1863 bei  $20^{\circ}\text{C}$ . Lufttemp. Eine Pflanze im Heizapparat binnen  $1\frac{3}{4}$  Stunden bis  $44^{\circ}\text{C}$ . erwärmt; dann 30 Minuten lang die Temperatur auf  $44$ — $45^{\circ}\text{C}$ . erhalten; höchste erreichte Temp. zwischen den Wurzeln  $44,5^{\circ}\text{C}$ .

Die Pflanze blieb während des Versuchs frisch und wuchs dann ohne irgend einen Schaden weiter.

2. Eine Pflanze, welche 1 Stunde lang in Luft von  $45^{\circ}$  C. erhalten wurde, blieb unbeschädigt und wuchs dann normal weiter.

3. Am 21. Juli 1863 bei  $18^{\circ}$  C. Lufttemp.: eine Pflanze binnen  $1\frac{3}{4}$  Stunden bis auf  $46^{\circ}$  C. erwärmt, dann 40 Min. lang  $45$  bis  $47^{\circ}$  C.; der Boden erwärmte sich auf  $43,5^{\circ}$  C.

Die Blätter wurden etwas schlaff, weil die Erde trocken war; nach dem Herausstellen begossen, wurden sie bald wieder steif und die Pflanze wuchs unbeschädigt fort.

4. Am 27. Juli bei  $19^{\circ}$  C. Lufttemp.: eine Pflanze binnen 47 Minuten bis  $50^{\circ}$  C. erwärmt, dann 15 Minuten lang  $50$ — $51,5^{\circ}$  C.

Die Pflanze blieb unbeschädigt.

5. Am 31. Juli wurde eine Pflanze in den bereits erwärmten Apparat gestellt, wo die Lufttemp. binnen  $\frac{1}{2}$  Stunde auf  $51^{\circ}$  C. stieg, dann schwankte sie zwischen  $51$  und  $52^{\circ}$  C. während 11 Minuten; die Erde erwärmte sich auf  $49^{\circ}$  C.

Die Pflanze schien anfangs unbeschädigt, aber nach 6 Tagen wurden die erwachsenen Blätter missfarbig, die jungen gingen erst später zu Grunde.

6. Am 31. Juli wurden die grünen Theile einer Pflanze in Wasser von  $50$ — $48^{\circ}$  C. 10 Minuten lang gehalten.

Bei dem Herausnehmen waren alle Theile turgescent; nach 3 Stunden welkten die fertigen Blätter, nach 4 Tagen waren sie todt.

Demnach liegt für *Nicotiana rustica* die binnen 10—11 Minuten tödtende Temperatur zwischen  $51$  und  $52^{\circ}$  C. in Luft, und unterhalb  $50^{\circ}$  C. in Wasser.

**Zea Mais**, junge Pflanzen mit 4—5 Blättern.

1. Am 31. Juli 1863: eine Pflanze in den schon geheizten Apparat gestellt, wo 15 Minuten lang die Temp. zwischen  $47$ — $48^{\circ}$  C. schwankte; die Erde erwärmte sich auf  $32,5^{\circ}$  C.

Es trat keine Störung bei der Pflanze ein.

2. Am 3. August: Zwei in demselben Topf stehende Pflanzen binnen  $\frac{1}{2}$  Stunde auf  $50^{\circ}$  C. erwärmt, dann 10 Minuten lang  $50$ — $49^{\circ}$  C. Erde  $41,2^{\circ}$  C.

Pflanzen bei dem Herausstellen frisch, nach 3 Tagen die älteren Blattspreiten todt, an den jüngeren die Spitzen verschrumpft.

Am 3. August: Zwei in einem Topf stehende Pflanzen in den schon erwärmten Apparat gestellt; 10 Minuten lang  $51,5$ — $50^{\circ}$  C. Erde  $40^{\circ}$  C.

Nach dem Versuch frisch; 4 Tage später: Die eine der beiden Pflanzen völlig todt, bei der anderen nur der Stammtheil noch frisch, die Blätter aber verschrumpft.

4. Am 31. Juli: Eine Pflanze 15 Minuten lang in Luft von  $52^{\circ}$  C. Erde  $31,5^{\circ}$  C.

Nach dem Versuch frisch, nach 7 Tagen völlig verdorben.

5. Am 31. Juli: Eine Pflanze mit allen oberirdischen Theilen in Wasser von  $49,5-48,5^{\circ}$  — 10 Minuten lang — eingetaucht.

Nach dem Herausziehen frisch, nach 6 Tagen Alles todt.

Demnach wird Zea Mais in Luft von  $49-50^{\circ}$  binnen 10 Minuten stark beschädigt, durch  $50-51^{\circ}$  C. getödtet; in Wasser wirken  $48,5-49,5^{\circ}$  C. binnen 10 Minuten tödtlich.

**Cucurbita Pepo**, junge Pflanzen mit ausgebreiteten Kotyledonen und je 2 Blättern.

1. Am 26. Juli 1863 bei  $18^{\circ}$  Lufttemperatur: eine Pflanze langsam binnen 2 Stunden bis  $48^{\circ}$  C. erwärmt, dann schwankte die Temperatur binnen 20 Minuten zwischen  $48^{\circ}$  und  $48,5^{\circ}$  C., die Erde erwärmte sich bis  $44^{\circ}$  C. Die Pflanze erfuhr keine Störung und wuchs fort.

2. Am 27. Juli Lufttemperatur  $18^{\circ}$  C. Eine Pflanze im Apparat binnen  $1\frac{3}{4}$  Stunden auf  $50^{\circ}$  C. erwärmt, dann 25 Minuten lang  $50-51^{\circ}$  C.; Erde  $44,5^{\circ}$  C.

Die Pflanze wuchs unbeschädigt fort.

3. Später wurde die letztere Pflanze im Wasser von  $50-51^{\circ}$  C. während 10 Minuten eingetaucht.

Nach dem Herausziehen schien sie frisch; 3 Tage später hingen die Kotyledonen welk herab, die Blätter waren verschrumpft, und vertrockneten später, während Stiele und Stamm frisch blieben.

Demnach liegt die tödtende Lufttemperatur für Cucurbita Pepo über  $50^{\circ}$  C., während diese Temperatur im Wasser die Blätter tödtet.

**Tropaeolum majus**, Pflanzen mit 6—8 Blättern.

1. Am 6. Juli 1863 wurde eine Pflanze mit 8 Blättern in den Apparat gestellt, auf  $45^{\circ}$  C. erwärmt und dann binnen 30 Minuten auf  $45^{\circ}$  C. konstant erhalten.

Es trat keine Störung ein, die Pflanze wuchs weiter.

2. Am 6. Juli 1863 wurde eine Pflanze mit 6 Blättern bei  $22^{\circ}$  C. Lufttemperatur in den Heizapparat gestellt und eine Stunde lang die Temperatur gesteigert, bis sie  $50^{\circ}$  C. erreichte; dann wurden  $50^{\circ}$  C. — 10 Minuten lang — fast konstant festgehalten. Als die Luft  $45-46^{\circ}$  C. erreicht hatte, begannen die beiden jüngeren, noch nicht ganz ausgewachsenen Blätter zu welken, später auch ein drittes. Die Stiele hingen herab und die Lamina wurden schlaff. Als nach 10 Minuten langer Dauer von  $50^{\circ}$  C. die Pflanze herausgenommen wurde, waren die drei anderen Blätter noch frisch, nach einer Stunde wurde auch das älteste der früher gewelkten wieder steif, die beiden anderen, jüngeren aber vertrockneten völlig, während die unversehrte Knospe neue Blätter bildete.

3. Eine gleiche Pflanze wurde in Wasser von  $50^{\circ}$  C. während 10 Minuten getaucht; das Wasser kühlte auf  $48,5^{\circ}$  C. ab. Als die Pflanze herausgezogen



wurde, war sie auffallend turgescent, aber nach 5 Stunden schon schrumpften die Laminae zusammen, während die Stiele noch frisch blieben; später zeigte sich auch die Knospe todt.

*Tropacolum majus* wird also binnen 10 Minuten erst durch Lufttemperatur über  $50^{\circ}$  C. getödtet, aber im Wasser schon durch  $50^{\circ}$  und weniger vollständig desorganisirt.

Meine Versuche mit *Mimosa pudica* habe ich in meiner Abhandlung über Starrezustände mitgetheilt: sie zeigen, dass diese Pflanze  $49-50^{\circ}$  C. — 15 Minuten lang — erträgt, dass aber durch  $52^{\circ}$  C. binnen 5 Minuten die meisten Blätter getödtet werden.

***Brassica Napus*, junge Pflanzen mit 3 Blättern.**

1. Am 28. Juli 1863 bei  $18,5^{\circ}$  C. Lufttemperatur: eine Pflanze binnen 1 Stunde auf  $49,5^{\circ}$  C. erwärmt, dann 20 Minuten lang  $49-49,5^{\circ}$  C.; der Boden erwärmte sich auf  $36,5^{\circ}$  C.

Die Pflanze wuchs ohne irgend eine Störung weiter.

2. Am 3. August bei  $23^{\circ}$  C. Lufttemperatur: Zwei in einem Topf stehende Pflanzen binnen 30 Minuten bis  $50^{\circ}$  C. erwärmt, dann 10 Minuten lang  $50-51^{\circ}$  C.; Erde  $40,5^{\circ}$  C.

Die Pflanzen waren nach dem Versuch scheinbar gesund, im Lauf von 4 Tagen vertrockneten aber die Blätter vollständig und auch die Knospen waren todt.

3. Am 31. Juli 1863 wurde eine Pflanze in Wasser von  $49,5^{\circ}$  C. 10 Minuten lang eingetaucht, während das Wasser bis  $48,5^{\circ}$  C. abkühlte. Bei dem Herausziehen waren die Blätter frisch, nach 3 Stunden welkten sie, nach 4 Tagen waren alle Theile todt.

Demnach liegt für *Brassica Napus* die tödtende Temperatur zwischen  $49,5^{\circ}$  und  $51^{\circ}$  C. in Luft, unter  $49,5^{\circ}$  in Wasser.

Wenn nun die vorstehenden Versuche auch keineswegs den Schluss gestatten, dass die höchste erträgliche Temperatur für alle dieselbe sei, so ist es doch ein bemerkenswerthes Faktum, dass sie bei allen untersuchten Landpflanzen höchstens um  $2-3^{\circ}$  verschieden ist, während diese Pflanzen doch sehr verschiedenen Klimaten angehören und auch sonst sehr verschieden sind.

Die zu den folgenden Versuchen benützten Wasserpflanzen waren schon lange vorher in Gläsern am Fenster kultivirt worden, wo sie freudig gediehen.

***Ceratophyllum demersum* und *Cladophora*.**

Am 5. Juli 1863 wurde ein kräftiger Spross des ersteren und ein Bausch von *Cladophora* in ein mit Brunnenwasser gefülltes Becherglas gebracht und hier langsam von  $21^{\circ}$  C. auf  $45^{\circ}$  C. erwärmt, dann aber 10 Minuten lang konstant auf  $45^{\circ}$  C. erhalten.

Alsdann wurde das Gefäß wieder neben den anderen an's Fenster gestellt, wo das Wasser langsam erkaltete. Die Pflanzen zeigten nach dem

Experiment keine Aenderung; das *Ceratophyllum* wuchs ruhig fort, die *Cladophora* zeigte in den ersten Wochen einige weisse Fäden, begann dann aber von Neuem zu wachsen.

Am 17. September 1863 wurden gleiche Exemplare beider Species in vorher auf 50° C. erwärmtes Wasser gelegt und dieses 10 Minuten lang auf 50,5—49° C. erhalten, dann aber rasch auf 40° C. abgekühlt. Nach 7 Tagen schon waren die *Cladophoren* sämmtlich weiss, todt; die Blätter von *Ceratophyllum* wurden gelb und zersetzten sich.

Die tödtende Temperatur liegt also für diese Pflanzen zwischen 45 und 50° C.

### ***Vallisneria spiralis* und *Chara*.**

1. Am 25. September 1863 wurde ein mit mehreren gesunden Blättern und Wurzeln versehenes Exemplar von *Vallisneria* und ein Büschel *Chara* in Wasser von 45° C. gelegt und 10 Minuten auf 44—46° C. erhalten.

Nach 17 Tagen war *Chara* völlig weiss und in Zersetzung begriffen, nach 24 Tagen zeigte sich auch *Vallisneria* todt. Derselbe Erfolg trat nach 5 Tagen ein, als beide Species in Wasser von 49—50° — 10 Minuten lang — gelegen hatten.

Ich habe endlich noch eine Reihe von Versuchen mit *abgeschnittenen Zweigen* und mit aus der Erde genommenen Pflanzen, die im Freien erwachsen waren, gemacht, indem ich dieselben 10 Minuten lang in Wasser von 45—46° C. und in solches von 50° C. eintauchte. Da auch hier eine Beschädigung unmittelbar nachher nicht zu bemerken war, so wurden die Pflanzen mit dem unteren Theil in Wasser gestellt; die Wirkungen der Wärme machten sich auch hier nach 2—6 Tagen geltend.

### ***Phaseolus vulgaris*, junge ganze Pflanzen.**

45—46° C. — Nach 40 Stunden: Knospe und jüngstes Blatt frisch; zwei fast ausgewachsene Blätter verschrumpft, die Primordial-Blätter, Stammtheile und Blattstiele unverändert.

50° C. — Nach 48 Stunden: zwei junge Blätter ganz trocken, geschrumpft, die Primordialblätter weniger beschädigt, doch wohl auch todt.

### ***Papaver somniferum*, Zweige mit Blütenknospe und Blätter.**

45—46° C. — Nach 40 Stunden war nur das junge der Blütenknospe nächste Blatt gebräunt, sonst Alles unverändert.

50° C. — Nach 48 Stunden: Blütenknospe und jüngere Blätter braun, trocken; die älteren Blätter weniger verändert; die Internodien den entsprechenden Blättern entsprechend alterirt.

***Tanacetum vulgare***, Zweige mit wachsender Knospe und fertigen Blättern.

45—46° C. — Nach 40 Stunden nur ein junges Blatt verschrumpft, sonst unverändert.

50° C. — Nach 48 Stunden: alle jüngeren Blätter braun, vertrocknet, ebenso die zugehörigen Internodien; die älteren Theile wenig alterirt.

**Cannabis sativa**, Zweige mit 5—6 z. Th. noch in Entwicklung begriffenen Blättern.

45—46° C. — Nach 40 Stunden keine Veränderung bemerkbar.

50° C. — Nach 48 Stunden: die jüngeren Blätter und Internodien verschrumpft, aber noch grün; die älteren kaum verändert.

**Solanum tuberosum**, Stammgipfel mit mehreren Blättern.

45—46° C. — Nach 40 Stunden alles unverändert.

50° C. — Nach 48 Stunden: jüngste und mittlere Blätter und Internodien schlaff, todt, aber noch grün; ältere Theile fast unverändert.

**Lupinus polyphyllus**, junge und alte Blätter.

45—46° C. — Nach 40 Stunden: Das junge Blatt todt, verschrumpft, das alte unversehrt.

50° C. — Nach 3 Tagen beide vertrocknet.

**Allium Cepa**, ganze Pflanze.

Blätter 10 Minuten lang in Wasser von 50° C. getaucht, behielten einige Tage lang ihr frisches Aussehen, erst am sechsten Tage schrumpften sie zusammen; in Wasser von 55—56° C. (10 Minuten lang) eingetaucht, trat diese Aenderung schon nach 24 Stunden ein.

**Morus alba**, Zweige mit vielen Blättern, 10 Minuten lang in Wasser von 50° C. getaucht, liessen erst nach 6 Tagen die Tödtung wahrnehmen, alle Blätter wurden braun und trocken; in Wasser von 55—56° C. (10 Minuten) eingetaucht, trat diese Aenderung schon nach 24 Stunden ein.

Uebereinstimmend mit den Versuchen an eingewurzelten Pflanzen zeigen diese, dass dieselbe Temperatur auf verschieden alte, aber gleichnamige Theile derselben Pflanze in verschiedenem Grade einwirkt. In diesem Punkte sowohl als in der Art wie sich die Tödtung durch rasches Vertrocknen und Verfärbung geltend macht, zeigt sich eine auffallende Uebereinstimmung der durch hohe Temperatur getödteten Pflanzen mit den erfrorenen; noch andere Aehnlichkeiten werde ich im zweiten Theil anzuführen haben. Ob nun auch die Geschwindigkeit des Temperaturwechsels hier wie bei dem Erfrieren die zerstörende Wirkung begünstigt oder gar bedingt, darüber geben meine Versuche noch keine Auskunft.

Wenn nun sämmtliche Versuche zeigen, dass für den kurzen Zeitraum von 10—30 Minuten eine Lufttemperatur von 51° C. oder wenig mehr, die verschiedensten Pflanzen tödtet, dass im Wasser sogar schon 45—46° C.



innen 10 Minuten bei einigen tödtlich wirken, so ist anzunehmen, dass für längere Zeiträume die höchsten erträglichen Temperaturen für die genannten Pflanzen um viele Grade niedriger liegen; es ist fraglich, ob irgend eine derselben in Luft oder Wasser von  $40^{\circ}$  C. vegetiren könnte. Wenn sich dem gegenüber die Angaben von Ehrenberg, Hoffmann und Lindsay bestätigen sollten (von dem Verhalten der trockenen Sporen und Samen können wir einstweilen absehen), so würde sich ergeben, dass die Temperatur-Maxima, welche verschiedene Pflanzen ertragen, sehr verschiedene Höhen erreichen. Vielleicht ist es hierbei nicht ohne tiefere Bedeutung, dass die ausserordentlich hohen Temperaturen, welche die genannten Beobachter angeben, sich sämmtlich auf sehr einfache, den niedersten Typen angehörende Pflanzen beziehen, während meine Versuche meist nur hochorganisirte Pflanzen betreffen; doch zeigen sie auch, dass *Cladophora* ebenso gut durch  $50^{\circ}$  C. getödtet wird, wie diese. A priori ist kaum anzunehmen, dass die höchste erträgliche Temperatur für alle Pflanzen dieselbe sein sollte, vielmehr erscheint das Gegentheil wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, dass verschiedene Pflanzen bei ganz verschiedenen Temperaturen erfrieren, dass die besten Vegetationstemperaturen für tropische und nordische Pflanzen um viele Grade auseinanderliegen. Doch ist andererseits auch zu beachten, dass es nothwendig irgend eine höchste Temperatur geben muss, bis zu welcher vegetabilisches Leben überhaupt noch bestehen kann und über welche hinaus jede Organisation pflanzlicher Art unmöglich wird. Es wäre gewiss von grossem Nutzen, diese äusserste Temperaturgrenze des Pflanzenlebens zu kennen; man würde dann z. B. angeben können, bis zu welchem Wärmegrad die Erdoberfläche mindestens abgekühlt sein musste, als die ersten Pflanzen sie zu bevölkern anfangen. Die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen gestatten darüber noch keinen sicheren Schluss und für eine theoretische Bestimmung fehlt es an jeder festen Basis. Man ist geneigt, die Gerinnungswärme des Eiweisses als eine solche oberste Grenze zu betrachten, da man annehmen darf, dass sich diese oder eine sehr ähnliche Substanz in jeder lebenden Zelle vorfindet. Aber diese Gerinnungswärme ist selbst nicht konstant, sie ändert sich mit dem sauren oder alkalischen Charakter der Lösung; und jede Ueberlegung über diesen Gedanken erscheint einstweilen vergeblich gegenüber der Angabe, dass Pflanzen in einem Wasser leben, welches Eier binnen 4—5 Minuten siedet. — Die Annahme, dass die obere Temperaturgrenze der Vegetation mit der Gerinnungswärme des Eiweisses zusammenfalle, liefert also weder einen bestimmten Zahlenausdruck noch wird sie durch die vorliegenden Angaben gestützt: wenn es nach Ehrenbergs, Hoffmanns und Lindsay's Beobachtungen zweifelhaft erscheint, ob selbst die Gerinnungstemperatur des Eiweisses ein Hinderniss aller Vegetation sei, so ergaben dagegen meine Beobachtungen, dass die obere Temperaturgrenze für viele Pflanzen tief unter der Gerinnungswärme liegt. Beides zusammen liefert den vollständigsten Beweis, dass die

Gerinnung des Eiweisses nicht der Punkt ist, auf den es allein bei der Tödtung durch hohe Temperatur ankommt<sup>1)</sup>.

Es drängt aber auch nichts à priori zu der Annahme, dass bei der Tödtung der Zelle nur allein diejenigen ehemischen und physikalischen Veränderungen massgebend sind, welche wir an einzelnen chemischen Bestandtheilen desselben ausserhalb der Zelle wahrnehmen. So lange die Stoffe den lebendigen Organismus der Zelle bilden helfen, besitzen sie Eigenschaften, welche ihnen abgehen, sobald sie isolirt in fremdartiger Umgebung ausserhalb des Organismus auftreten. Dass es einen lebenden und todten Zustand der Zelle giebt, beweist hinreichend, dass es nicht bloss auf die bleibenden Eigenschaften der Stoffe ankommt, sondern auf ganz besondere Verhältnisse, unter denen sie sich zusammenfinden. — Unter den Eigenschaften, welche die Stoffe innerhalb der lebenden Zelle erwerben und welche sie mit dem Tode derselben verlieren, dürfen wir eine besondere eigenthümliche Lagerung der Atome oder Moleküle nennen. Die bestimmte, erbliche Form der Zellhaut, des Protoplasmas, des Kerns, des Chlorophylls u. s. w. ist das Resultat einer inneren molekularen Bewegung, sie ist die äussere Erscheinung eines molekularen Zustandes, der durch Kräfte bewirkt wird, welche in den kleinsten Theilchen der Substanz thätig sind und diese in ihrer besonderen Lage festhalten. So lange die äusseren Einflüsse ein gewisses Kraftmass nicht übersteigen, sind sie auch nicht im Stande, die Molekularkräfte zu überwinden, welche die innere organische Struktur zusammenhalten. Tritt aber irgend eine Kraft, z. B. die Wärme in einer Intensität auf, welche diese Molekularkräfte überwindet, so werden sich die Moleküle aus ihrer normalen Lage verrücken, der innere Bau, der als Träger des Lebens diente, stürzt zusammen, ohne dass deshalb die äussere Form sich wesentlich ändert; das Ganze, die Zelle, ist dann scheinbar unverändert vorhanden und dennoch ist das innere Wesen, der molekulare Bau ein anderer geworden. Dass dem so ist, zeigt die grosse Aenderung der Diffusionseigenschaften des Schlauches (und vielleicht der Zellhaut) in dem Moment, wo eine Zelle durch 50° C. getödtet wird, wie am Ende des zweiten Theils sich findet. Die geringe sichtbare Aenderung, welche Zellhaut und Schlauch dabei erfahren, ist offenbar nicht die Ursache der veränderten Diffusionseigenschaften, sondern man kann mit mehr Wahrscheinlichkeit annehmen, dass dieselbe Störung des molekularen Gleichgewichts, welche den Schlauch permeabel für Farbstoffe macht, ihn auch zur Kontraktion bringt, so dass beide Erscheinungen {nur Koeffekte derselben Ursache, der veränderten Lagerung der Moleküle sind. Eine solche Lagerungsveränderung

1) Das Entscheidende liegt ja auch nicht in der Gerinnung des im Zellsaft gelösten Eiweisses, sondern in der durch hohe Temperatur bewirkten Desorganisation des organisirten Eiweisses, des Protoplasmas, die allerdings mit Hilfe eines geeigneten Heizapparates auf mikroskopischem Wege festgestellt werden kann. Zusatz 1892.

der Moleküle braucht aber nicht gerade mit der Gerinnung zusammen zu fallen. Gewiss ist auch die Gerinnung eine Umlagerung der Moleküle, aber wir können annehmen, dass eine weit geringere Verrückung des molekularen Baues schon hinreicht, diejenigen Eigenschaften zu zerstören, welche den Lebensprozess der Zelle unterhalten. Ja wir können, ohne Furcht den wissenschaftlichen Boden zu verlieren, noch einen Schritt weiter gehen. Nehmen wir an, dass der besondere molekulare Bau des Protoplasmas, der Zellhaut u. s. w. durch Kräfte zusammengehalten wird, welche in jeder Pflanze ein bestimmtes spezifisches Mass besitzen, so können wir folgern, dass jene spezifische Kraftintensität in vielen Fällen so gering ist, dass sie durch Temperaturen unter  $50^{\circ}$  C. überwunden<sup>1)</sup>, und somit die organische Molekularstruktur zerstört wird; es ist aber selbst denkbar, wenn auch nicht gerade sehr wahrscheinlich, dass die Molekularkräfte, welche den organischen inneren Bau zusammenhalten, auch so stark sein können, dass sie selbst durch  $70^{\circ}$  C. noch nicht überwunden werden, dass sie selbst dem Gerinnungsstreben des Eiweisses widerstehen. Diese letztere Annahme ist unwahrscheinlich, aber sie soll auch nur zeigen, wie schwierig es ist, über den höchsten für Pflanzen erträglichen Wärmegrad theoretisch ins Reine zu kommen. Das Vorstehende sollte eine Gedankenreihe, die sich hier von selbst darbietet, gelegentlich mit zur Geltung bringen.

Treten wir nun von dieser theoretischen Exkursion wieder auf den Boden der Beobachtung über, so bleibt zur Vervollständigung des sehr lückenhaften Materials noch die Frage zu beantworten: welches sind die höchsten auf der Erde beobachteten Lufttemperaturen an solchen Orten, wo Pflanzen wachsen. Das Wenige, was mir darüber bekannt geworden ist, findet sich in der „Meteorologie“ von Cornelius (Halle 1863 pag. 84). Er giebt an, dass die höchste bekannte Monatstemperatur des Juli in Nubien und Südarabien  $32,5^{\circ}$  C. beträgt; auf diesem Raume sind im Atlas der Pflanzengeographie von Rudolph u. A. folgende Pflanzen verzeichnet: Baumwolle, Dattel, Kaffee, Zuckerrohr, Pisang, Reis, Tabak, Indigo. Ausserdem giebt Cornelius (pag. 90) noch eine Reihe hoher Lufttemperaturen an, welche als Extreme an verschiedenen Orten Asiens und Afrikas beobachtet worden sind; leider ist dabei gar nichts über das Verhalten der Vegetation gesagt. So wird als Maximum für Benarès  $44,6^{\circ}$  C. angeführt und dort soll selbst das Mittel des täglichen Maximums während eines Monats noch  $40,8^{\circ}$  C. betragen haben. Die anderen selbst  $50^{\circ}$  C. übersteigenden Maxima können, da es an allen weiteren Angaben über ihre Dauer und Wiederkehr fehlt, hier einstweilen nicht in Betracht kommen.

---

<sup>1)</sup> Ich betrachte hierbei die Ausdrücke  $50^{\circ}$  C. bis  $70^{\circ}$  C. u. s. w. ohne Weiteres als Ausdrücke für Kraftgrössen.



## II. Welche Veränderungen finden in den Zellen statt, wenn sie über die obere Temperaturgrenze hinaus erwärmt werden?

An keinem anderen Gebilde der Pflanzenzelle verwirklicht sich der Begriff des „Lebendigen“ in so auffallender, sichtbarer Weise wie an dem Protoplasma und wenn es darauf ankommt, den Unterschied zwischen Leben und Tod innerhalb der Zelle sichtbar zu machen, so wird man sich offenbar zuerst an das Protoplasma wenden, und wir werden sogleich sehen, dass in der That die Wirkungen der zu hohen Temperatur an diesem sich auffallend deutlich geltend machen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass auch die Zellstoffhaut in ihrer molekularen Struktur, vermöge deren sie dem Leben dient, sich ändert, wenn die lebende Zelle einer Temperatur ausgesetzt wird, welche ihren Tod herbeiführt, wenigstens spricht eine von mir gemachte Beobachtung für diese Annahme. Was die anderen Bestandtheile der Zelle betrifft, so sind dieselben entweder nicht hinreichend konstant, um hier in Betracht zu kommen, oder ihre Veränderungen sind so schwierig zu beobachten, dass sie bisher der Wahrnehmung entgingen.

Die bisher gemachten Beobachtungen über die Veränderungen, welche die Zelle durch Ueberschreitung der oberen Temperaturgrenze erfährt, lassen sich naturgemäss in zwei Abtheilungen bringen, von denen die eine die unmittelbar sichtbaren Strukturveränderungen enthält, die andere aber die Veränderung der Diffusionsvorgänge umfasst. Damit ist aber, wie leicht ersichtlich, durchaus nicht gesagt, dass hierdurch die denkbaren Aenderungen, welche bei dem Uebergang aus dem lebenden in den todten Zustand erfolgen, irgend wie erschöpft seien.

### a) Sichtbare Veränderungen des Protoplasmas und der Zellhaut bei Annäherung und Ueberschreitung der oberen Temperaturgrenze.

Max Schultze (das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen 1863, p. 48) dürfte der erste gewesen sein, der sich die Frage stellte, bei welcher Temperatur das Protoplasma getödtet wird. Er untersuchte die Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*, die Brennhaare von *Urtica urens*, und die Blattzellen von *Vallisneria spiralis*. „Für alle drei stellte sich gleichmässig heraus, dass die Temperatur, welche absolut tödtlich wirkt, erst bei 47—48° C. anfängt. Bei 46° habe er immer noch einzelne Zellen unverändert gefunden, bei 45° viele und bei 44°, wie es wenigstens bei *Vallisneria* und *Tradescantia* schien, alle. Die *Urtica*haare sind vielleicht ein wenig empfindlicher, wenigstens erschien die Bewegung hier schon bei 44° oft fast vollkommen sistirt, ohne dass aber der Tod der Zelle eingetreten war. Die Bewegung verlangsamt sich in allen Fällen von 38—40° an,

kehrt aber, wenn die Temperatur nicht über  $48^{\circ}$  stieg, bei der Abkühlung meist bald zu der ursprünglichen Schnelligkeit zurück.“

Es könnte zunächst als ein Widerspruch erscheinen, dass nach meinen obigen Angaben *Vallisneria* schon durch  $45^{\circ}$  C. getödtet wurde, während nach *Schultze* das Protoplasma derselben Pflanze erst durch  $47\text{--}48^{\circ}$  C. zu Grunde ging. Beide Angaben können aber sehr wohl als richtig neben einander bestehen, insoferne ich die Pflanze 10 Minuten lang bei  $45^{\circ}$  C. erhielt, *Schultze* dagegen (pag. 48) nur 2—3 Minuten lang erwärmte.

Bei schneller Erwärmung auf  $40^{\circ}$  und darüber sah *Schultze* bei *Urtica* oft dieselben merkwürdigen Veränderungen des Protoplasma eintreten, wie sie Brücke durch starke Schläge des Magnetelektromotors erzeugte; es wurden aus dem wandständigen Protoplasma kugelige, keulige und fadenförmige Fortsätze in den Zellsaft hineingetrieben, deren feinste oft eine schlängelnde oder wie tastende Bewegung zeigen. Bei der Abkühlung verschwinden sie allmählich wieder, doch pflegt die Bewegung der Körnchen nicht immer wieder zur ursprünglichen Schnelligkeit zurückzukehren. Wird die Erwärmung plötzlich auf  $45^{\circ}$  und darüber getrieben, so treten oft Varikositäten an den freien Protoplasmafäden auf, besonders bei *Tradescantia*. In anderen Fällen erstarren die Fäden in der Lage, die sie einnahmen und verharren noch lange in derselben, bis sie der allmählich um sich greifenden Auflösung des Protoplasma anheimfallen. *Schultze* zieht aus diesen und anderen Beobachtungen die Folgerungen 1. dass die Wärme ein mächtiges Reizmittel für die Protoplasma-bewegung ist und 2. dass das Protoplasma der Pflanzenzellen bei ungefähr  $45^{\circ}$  C. abstirbt. Die Bewegung erlischt, worauf eine Veränderung in dem Aussehen der Masse eintritt, welche genau derjenigen gleicht, wie sie die kontraktile Substanz der Pseudopodien und der Körper der Rhizopoden unter dem Einfluss von  $43^{\circ}$  C. erleidet.

Nach meinen Beobachtungen glaube ich die Angabe über die höchste Temperatur, welche das Protoplasma erträgt, in etwas modifizieren zu müssen. Es ist gewiss, dass mit der Tödtung des Protoplasma's auch die ganze Zelle abstirbt und wenn die im ersten Theil angeführten Beobachtungen zeigen, dass verschiedene Pflanzen 10 Minuten lang  $50\text{--}51^{\circ}$  C. in Luft ertragen, so kann bei diesen Pflanzen das Protoplasma unmöglich getödtet worden sein, sonst hätten sie absterben müssen, es folgt also, dass das Protoplasma unter Umständen 10 Minuten lang über  $50^{\circ}$  C. erwärmt werden kann, ohne abzusterben. Aber es ist hierbei auch zuzugeben, dass bei lang anhaltender Erwärmung dieselben Pflanzen nicht im Stande sein würden, so hohe Temperaturen zu ertragen, dass daher die Angabe eines bestimmten Temperaturgrades nur für eine bestimmte Wirkungsdauer gültig ist. Meine Beobachtungen an Zellen, welche Temperaturen von mehr als  $45^{\circ}$  C. ausgehalten hatten, haben zu folgenden allgemeineren Resultaten geführt: 1. die Resistenz gegen hohe Temperatur ist grösser, wenn das umgebende Medium Luft, als wenn

es Wasser ist. 2. Bei Temperaturen, welche wenig unterhalb der tödtenden Grade liegen, erleidet das Protoplasma eine merkwürdige bisher unbekannte Veränderung, die ich als „vorübergehende Wärmestarre des Protoplasma's“ bezeichne. In diesem Falle nämlich erstarrt das Protoplasma scheinbar so, als ob es für immer getödtet wäre, dabei bleibt zuweilen das Fadennetz in seiner Form erhalten, öfters aber zieht es sich auf eine oder mehrere Klumpen zusammen; in dieser Unbeweglichkeit verbleibt es nun entweder einige Minuten lang oder dieselbe dauert selbst mehrere Stunden; dann aber beginnen, nach erfolgter Abkühlung, die erstarrten Fäden wieder zu strömen oder wenn sich das Protoplasma auf Klumpen zusammengezogen hatte, so treten nun nach und nach wieder Fäden hervor, die sich endlich in der früheren Form ausbilden und die Körnchenströmung deutlich zeigen. Dieser vorübergehenden Wärmestarre entspricht, wie ich im Anhang zeigen werde, eine „vorübergehende Kältestarre des Protoplasma's“.

Aus folgenden Beobachtungen, abstrahire ich die eben genannten Sätze.

1. Löst man schmale Streifen der Epidermis junger Blattstiele oder sehr junger Blütenknospen von *Cucurbita Pepo* ab, so dass eine Reihe unverletzter Haare daransitzen, legt man das Präparat unter Deckglas in Wasser und erwärmt man den Objektträger über einer Spiritusflamme, worauf man ihn sogleich unter das bereits richtig eingestellte Mikroskop schiebt, so bemerkt man, wenn die Erwärmung richtig getroffen wurde<sup>1)</sup>, zumeist eine Beschleunigung der strömenden Bewegung, häufig folgt darauf ein wahrer Tumult, indem grössere Protoplasmanmassen sich rasch fortwälzen, die Fäden sich vorwiegend nach einer der grösseren sich bildenden Protoplasmanmassen stürmisch hinziehen bis endlich ein oder mehrere sich gebildet haben, die nun ruhig ohne irgend eine Bewegung an einer Stelle der Wandung liegen bleiben. In diesem Ruhezustand bleibt das Protoplasma je nach dem Grade der Temperaturwirkung 5—10 Minuten, nachdem der Objektträger schon abgekühlt ist; beobachtet man nun das unverrückte Objekt weiter, indem man dieselbe Zelle immer im Auge behält, so beginnt an dem oder den Protoplasma Klumpen langsam die Bildung von Protuberanzen, die sich zu Fäden verlängern, nach und nach ein Netz durch die ganze Zelle des Haares bilden und endlich ordnet sich das Protoplasma in seiner charakteristischen Form, es bildet sich in der Achse der Zelle ein dicker Strang, der den Kern enthält und von dem aus die feinen Fäden nach allen Richtungen durch den Zellsaft zum Wandbeleg verlaufen. Im August 1862 beobachtete ich diese Erscheinungen zuerst und konnte die Beobachtung an dem nämlichen Objekt im Laufe einiger Stunden

---

1) Ich brachte es durch einige Uebung dahin, diese Erwärmung des Objektträgers so zu leiten, dass ich mit Sicherheit den oben beschriebenen Erfolg eintreten sah. Die folgenden Beobachtungen machen übrigens diese Methode überflüssig, indem sie gestatten, bestimmte Temperaturgrade einwirken zu lassen.



dreimal wiederholen. Im Sommer 1863 beobachtete ich dasselbe zu wiederholten Malen. Der Verlauf der Erscheinung ist in der Hauptsache immer derselbe, doch treten je nach der Erwärmungsweise mancherlei untergeordnete Abänderungen dabei auf.

Auf diese Art lässt sich die Thatsache der „vorübergehenden Wärmestarre“ des Protoplasmas am leichtesten konstatiren, aber man ist nicht im Stande, den Wärmegrad anzugeben, der sie veranlasst. Letzteres geschieht dagegen bei den folgenden Versuchen.

2. Eine mit Wasser gefüllte gläserne Krystallisationsschale wurde in ein Sandbad gestellt und dieses durch eine Spirituslampe erwärmt, während die Kugel eines Thermometers in's Wasser reichte. Feine Streifen der Oberhaut von Blattstielen von *Cucurbita Pepo* wurden erst frisch untersucht und die Protoplasmaabewegung in den Haaren konstatirt. Es ist leicht, sich ein oder zwei Haare zu merken, die man später wieder untersucht, um dasselbe Objekt vor und nach dem Experiment zu vergleichen. Man fasst dann den Oberhautstreifen mit einer Pincette an dem einen Ende und hält ihn dicht neben die Thermometerkugel in das Wasser. Bei einem Versuch z. B. zeigte das Thermometer  $46-47^{\circ}$  C., während der Epidermisstreifen eine Minute lang neben der Kugel in dem Wasser eingetaucht blieb. Das Präparat wurde sogleich wieder auf den Objektträger gelegt und beobachtet. Die Fadenströme waren noch ungestört, die Bewegung derselben deutlich sichtbar, doch sehr langsam; aber 10 Minuten später wurden die Strömungen wieder schleuniger und erreichten ihre normale Geschwindigkeit; die Lufttemperatur war ungefähr  $20^{\circ}$  C.

Derselbe Versuch wurde nun wiederholt, nur mit dem Unterschied, dass das Präparat genau zwei Minuten lang in's Wasser neben der Thermometerkugel eingetaucht wurde, während jenes von  $47^{\circ}$  auf  $46^{\circ}$  C. sank. Das Präparat gleich darauf beobachtet, zeigte das Fadennetz des Protoplasma's noch in seiner früheren Form, aber jede Strömung oder sonstige Bewegung war verschwunden, es herrschte volle starre Ruhe. Fast nach  $\frac{1}{2}$  Stunde trat die Körnehenströmung in den Protoplasmasträngen wieder ein.

Demnach kann die Temperatur, welche in den Haaren von *Cucurbita Pepo* die vorübergehende Wärmestarre bewirkt, in Wasser auf  $46-47^{\circ}$  C. bei 2 Minuten Dauer festgesetzt werden. Aber auch eine etwas höhere Temperatur bringt noch keine bleibende Starre hervor. So tauchte ich ein gleiches Präparat in Wasser, welches von  $47$  auf  $48^{\circ}$  C. stieg, während jenes eine Minute lang darin gehalten wurde. Die früher lebhaft strömenden Protoplasmafäden waren erstarrt, erst zwei Stunden später machte sich in einzelnen Fäden wieder Strömung bemerklich, besonders in den dünnsten. Demnach wird die vorübergehende Starre des Protoplasmas der *Cucurbita*-haare auch binnen 1 Minute in Wasser von  $47-48^{\circ}$  C. erzielt; bei zunehmender Temperatur also tritt diese Wirkung in kürzerer Zeit ein.

3. Am 2. August 1863 wurden Zweige von *Cucurbita Pepo* und *Solanum Lycopersicum* mit dem Untertheil in ein kleines Wassergefäß gestellt und in den Heizapparat, der zu den früher beschriebenen Versuchen diente, gebracht (Fig. 4). Das Thermometer, welches die Lufttemperatur unter der Glocke messen sollte, war so angebracht, dass seine Kugel dicht neben den jüngeren Blättern sich befand, welche zur Untersuchung dienten. Es wurde solange geheizt, bis die Luft unter der Glocke neben den Blättern  $49^{\circ}$  C. erreichte und dann 10 Minuten lang  $49^{\circ}$ — $50,5^{\circ}$  C. erhalten. Dann wurden dünne Streifen der Epidermis der Blattstiele abgezogen und sogleich untersucht. Sowohl in den Haaren von *Cucurbita* als von *Solanum Lycopersicum* war das Protoplasma in rascher Strömung, besonders bei *Cucurbita* war dieselbe äusserst lebhaft; in einer Haarzelle löste sich ein Klumpen Protoplasma von dem Hauptstrang ab, rotirte rasch innerhalb des Zellsaftes, kontrahirte sich wie eine Amöbe, nahm verschiedene Formen an und legte sich endlich an einen rasch fliessenden Protoplasmafaden, mit welchem der Klumpen langsam verschmolz; seine Substanz ging nach und nach in die des Fadens über und endlich verschwand er auf diese Weise.

Dieser Versuch zeigt, dass in Luft selbst eine 10 Minuten lange Erwärmung auf  $50^{\circ}$  C. noch nicht so stark wirkt, wie im Wasser  $47$ — $48^{\circ}$  C. während einer Minute, indem hier keine Starre eintrat.

4. Im ersten Theil dieses Aufsatzes erwähnte ich eine Kürbispflanze, welche am 27. Juli 1863 während 25 Minuten  $50$ — $51^{\circ}$  C. unbeschädigt aushielt. Von dieser Pflanze wurde eine Stunde nach dem Herausstellen aus dem Apparat ein schmaler Epidermisstreifen vom Stiel des jüngeren Blattes untersucht. Das Protoplasma in den Haaren zeigte hier keine Spur von Bewegung; es hatte sich in grosse wandständige Klumpen kontrahirt, in manchen Zellen bildete es eine schaumige Masse mit zahlreichen Vakuolen. Von demselben Blattstiel wurden nach vier Stunden bei  $19$ — $20^{\circ}$  C. ein Epidermisstreifen untersucht, den ich dicht neben dem vorigen abzog. Das Protoplasma war nun wieder in Fäden angeordnet, in manchen Zellen fingen diese erst an, sich aus den Protoplasmaklumpen herauszubilden, in anderen Zellen durchzogen sie, von einem wandständigen Klumpen ausgehend, den Zellraum, in manchen hatte sich der axile dicke Protoplasmastrang wieder gebildet, von dem zahlreiche Fäden mit deutlicher Bewegung durch den Zellsaft zogen. Demnach war durch 25 Minuten lange Wirkung von  $50$ — $51^{\circ}$  C. eine vorübergehende Starre im Protoplasma eingetreten, die sich erst nach 4 Stunden wieder löste.

5. Dagegen zeigt folgender Versuch, dass Eintauchen in Wasser von  $50^{\circ}$  C. das Protoplasma derselben Pflanze, (*Cucurbita Pepo*) tödtet. Es wurde in der angegebenen Art ein Epidermisstreifen von jungem Blattstiel, in dessen Haaren ich vorher die Bewegung des Protoplasmas gesehen hatte, dicht neben die Thermometerkugel in das Wasser getaucht, welches während

1 Minute  $50^{\circ}$  C. zeigte. Sogleich nach dem Herausnehmen war das Protoplasma starr,  $\frac{1}{2}$  Stunde später ebenfalls, nach 14 Stunden noch keine Bewegung<sup>1)</sup>; das Protoplasma war in Klumpen geballt, weissfarbig, nur in einzelnen Zellen noch Netze, doch diese ohne Bewegung.

6. Von der früher erwähnten *Nicotiana rustica*, welche 15 Minuten lang  $50$ — $51^{\circ}$  C. ohne Beschädigung ertrug, wurde 15 Stunden nach dem Versuch ein Epidermisstreifen mit Haaren am Blattstiel untersucht; das Protoplasma der Haare fand sich in schönster Strömung.

7. Von der *Brassica Napus*, welche 20 Minuten lang  $49$ — $49,5^{\circ}$  C. ohne Beschädigung vertrug, wurde fünf Stunden nach dem Versuch ein Epidermisstreifen mit Haaren von einem jüngeren Blattstiel untersucht; das Protoplasma bildete in den Haaren eine schaumige Masse ohne Bewegung; da die Pflanze aber fortwuchs und die Haare nicht verdarben, so ist anzunehmen, dass dies nur eine vorübergehende Starre war.

8. Ein in Wasser gestellter Blüthenzweig von *Tradescantia* wurde im Heizapparat auf  $49^{\circ}$  C. (Luft) erwärmt, die Thermometerkugel befand sich dicht neben den Blüthen. Nachdem jene Temperatur 3 Minuten angehalten, wurde ein Staubfaden untersucht; das Protoplasma seiner Haare, welches früher in derselben Blüthe an einem anderen Staubfaden lebhaft strömte, war jetzt in Ruhe; aber schon nach 3—4 Minuten begann die Bewegung wieder. Nach abermals 10 Minuten, während welcher das Thermometer neben den Blüthen  $46$ — $48^{\circ}$  C. zeigte, wurde wieder ein Staubfaden untersucht; das Protoplasma der Haare zeigte eine sehr langsame Bewegung.

Dieselbe Blüthe wurde noch fernere 5 Minuten in der Luft von  $46$ — $48^{\circ}$  C. gelassen und dann wieder ein Staubfaden untersucht. In allen Haaren war nun das Protoplasma starr, aber es hatte seine Anordnung behalten; aber schon nach 2 Minuten begann die Bewegung wieder.

Die Blüthe, welche die letzten Staubfäden geliefert hatte, war nun seit einiger Zeit etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde wieder in Luft von  $20^{\circ}$  C. Ein jetzt herausgenommener Staubfaden zeigte das Protoplasma der meisten Haare in Strömung, in manchen Haarzellen aber fand es sich in Ruhe.

Verglichen mit Schultze's Versuchen zeigen auch diese, dass die Temperatur in Luft höher sein kann als im Wasser bevor die Tödtung eintritt. Schultze fand für *Tradescantia*haare  $47$ — $48^{\circ}$  C. in Wasser tödtlich, ich fand selbst nach 15 Minuten bei  $46$ — $48^{\circ}$  C. in Luft noch Bewegung.

Das Verhalten des Protoplasma's geht also mit dem der ganzen Pflanzen, wie ich es im ersten Abschnitt zeigte, durchaus parallel.

1) Frische Haare von *Cucurbita* behalten im Wasser von  $18$ — $20^{\circ}$  C. liegend ihre Bewegung noch länger.



## Anhang über die vorübergehende Kältestarre des Protoplasma's.

Wenn die Bewegung des Protoplasma's erst bei und unter Null des Thermometers, wo der Zellsaft gefriert, und andersits erst bei der Gerinnungswärme des Eiweisses aufhörte, so würde ein derartiges Verhalten darauf hindeuten, dass die Kältestarre sowohl als die Wärmestarre sich aus den längst bekannten physikalischen Veränderungen, welche die Wärme an gewissen Stoffen hervorbringt, erklären lassen; allein so ist es nicht, und gerade darin liegt das Interessante der Sache, was zur Charakteristik des Organischen beiträgt. Wir sahen soeben, dass die vorübergehende und die bleibende Wärmestarre des Protoplasma's bei Temperaturen auftritt, welche tief unter der Gerinnungswärme des Eiweisses liegen; und umgekehrt zeigen folgende Beobachtungen, dass die Kältestarre auch bei Temperaturen stattfindet, welche hoch über dem Gefrierpunkt des Zellsaftes liegen.

Nach Nägeli (Beiträge zur wissenschaftlichen Bot. 1860 II. p. 77.) hört bei *Nitella syncarpa* allerdings die Strömung erst dann auf, wenn die Temperatur auf  $0^{\circ}$  sinkt. Ganz anders ist es bei *Cueurbita Pepo* in den Haaren. Im August 1862 fand ich Morgens, als das Thermometer neben der Pflanze am Fenster  $16,5^{\circ}$  C. zeigte, die Bewegung in den Haaren so verlangsamt, dass sie nur schwierig zu erkennen war. Am 26. Juli 1863, als im Freien Morgens um 8 Uhr das Thermometer dicht neben der Pflanze  $10\text{--}11^{\circ}$  C. zeigte, fand ich in den Haaren schnell untersuchter Blattstiele nur hin und wieder eine Spur von Bewegung, meist war keine solche zu bemerken. Ueber Nacht in Wasser gestellte im Zimmer bei  $18^{\circ}$  C. aufbewahrte Zweige zeigten dagegen deutliche und rasehe Bewegung in allen Haaren. Am 17. September 1863 zeigte ein im Garten neben die Kürbispflanzen gestelltes Thermometer um 6 Uhr Morgens  $11^{\circ}$  C., um 8 Uhr  $12,5^{\circ}$  C. In den Haaren junger Frucht-knoten und Blattstiele war die Bewegung erloschen, das Protoplasma besass aber seine typische Anordnung. Bei *Solanum Lycopersicum* zeigten die Haare wenigstens in einzelnen Fällen strömende Bewegung.

Zweige beider Pflanzen waren über Nacht im Zimmer bei  $17^{\circ}$  C. aufbewahrt worden; in den Haaren beider war deutliche doch sehr langsame Bewegung des Protoplasma's zu sehen.

Die im Freien kältestarr gewordenen Zweige wurden in dem Heizapparat 20 Minuten lang bei  $30\text{--}40^{\circ}$  C. erwärmt: die Haare beider Species zeigten alsdann deutliche und ziemlich rasehe Bewegung<sup>1)</sup>.

1) Es muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, ob die Kältestarre und Wärmestarre der reizbaren Bewegungsorgane der Blätter (z. B. von *Mimosa*) durch das Protoplasma allein bedingt wird oder ob auch die Zellhäute selbständig eine vorübergehende Erstarrung durch zu hohe und zu niedere Temperatur erfahren.

Eine Veränderung der Zellhaut an Zellen, welche durch hohe Temperatur getödtet wurden, habe ich bis jetzt nur an den Staubfadenhaaren einer *Tradescantia* beobachtet. Ein ganzer Staubfaden wurde mit der Pincette eine Minute lang in Wasser von  $57^{\circ}$  C. getaucht und in kaltes Wasser auf den Objektträger gelegt. Anfangs bemerkte man nur ein eigenthümliches Aussehen des Protoplasma's, welches vollständig erstarrt und geronnen war; nach 5—10 Minuten hob sich aber die Zellhaut stellenweise von dem Protoplasmaschlauch (Primordialschlauch) in Gestalt rundlicher blasiger Auftreibungen ab. Der erstarrte Protoplasmaschlauch der so veränderten Zellen behielt seinen Umfang bei oder hatte sich ein wenig zusammengezogen, er zeigte zahlreiche scharf einschneidende Fältchen; die Zellhaut dagegen quoll stellenweise auf, offenbar nahm sie Wasser in sich auf, wodurch ihre Fläche ausgedehnt wurde. Später gelang es mir auch, ähnliche Veränderungen dadurch hervorzurufen, dass ich die Staubfäden in Wasser von  $50^{\circ}$  C. eine Minute lang eintauchte, doch trat hier die Erscheinung nur an einzelnen Zellen auf.

b) Veränderung der diosmotischen Eigenschaften der Zellen bei Ueberschreitung der oberen Temperaturgrenze.

Wie die erfrorenen, so zeigen auch die durch zu hohe Temperatur getödteten Zellen veränderte Diffusionseigenschaften, die sich, wie bei jenen, auch hier durch den Ausdruck „erhöhte Permeabilität“ bezeichnen lassen<sup>1)</sup>. Meine Beobachtungen über diesen Gegenstand sind noch nicht sehr zahlreich, aber sie zeigen mit Entschiedenheit, dass die durch Ueberschreitung der oberen Temperaturgrenze getödteten Zellen sich auffallend ähnlich den durch Frost getödteten verhalten.

1. Aus dem Parenchym einer dunkelrothen Runkelrübe nahm ich gleiche Schnitte von ungefähr 0,5 mm Dicke und 1 qcm Fläche; dieselben wurden zuerst abgewaschen, um den rothen Saft der durchgeschnittenen Zellen zu entfernen. Die einen wurden in Wasser von  $20^{\circ}$  C., die anderen in solches von  $51^{\circ}$  C., noch andere in  $54^{\circ}$  C. warmes gelegt. Die ersten behielten ihren rothen Saft selbst nach 18stündigem Liegen vollständig; bei  $51^{\circ}$  und bei  $54^{\circ}$  C. dagegen begann der blutrothe Saft sogleich aus den Zellen heraus zu diffundiren, indem er sich wolkenartig in das umgebende Wasser verbreitete, bis nach  $\frac{1}{2}$  Stunde das Gewebestück völlig entfärbt war. Man könnte nun annehmen, dass die hohe Temperatur die Zelle selbst nicht verändert habe, sondern dass sie nur den Diffusionsprozess beschleunigt, dem ist aber nicht so; denn ein gleiches Rübenstück, welches erst einige Minuten in Wasser von  $51^{\circ}$  C. eingetaucht

<sup>1)</sup> Vergleiche meine Abhandlung „Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute u. s. w.“ Bericht der K. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften 1860.

wurde, gab nachher im Wasser von  $22^{\circ}$  C. seinen Farbstoff ab; demnach bewirkt die Temperatur von  $51^{\circ}$  C. nicht etwa bloss eine Beschleunigung der Diffusion, sondern sie verändert das Diffusionsvermögen der Zelle derart, dass dieselbe dann auch im kalten Wasser ihren Farbstoff exosmiren lässt. Ganz dieselbe Wirkung bringt, wie ich in meiner genannten Abhandlung zeigte, das Erfrieren an rothen Rübenstücken hervor.

2. Aus dem Gewebe von weissen Rübenwurzeln (*Beta vulgaris*) und aus festem Fruchtparenchym von *Cucurbita Pepo* schnitt ich Würfel von ungefähr 1 cm Seite. Vorher hatte ich durch Auskochen dunkelrother Rübenwurzeln eine sehr dunkelrothe Flüssigkeit hergestellt. Von jenen Würfeln wurden einige in Wasser von  $55^{\circ}$  C. eine Stunde lang erhalten, die anderen aber nicht erwärmt; darauf wurden sämmtliche Würfel in die rothe Lösung gelegt; nach 24 Stunden fand sich nun, dass die frischen Würfel von dem rothen Farbstoff nichts aufgenommen hatten, sie waren selbst äusserlich ungefärbt; dagegen waren die durch  $55^{\circ}$  C. getödteten Würfel von weisser Runkelrübe durch und durch tief blutroth gefärbt, bei denen von *Cucurbita* war die Färbung an allen Seiten 2—3 mm tief eingedrungen. Auch dieser Versuch zeigt, dass die Zellen für Farbstoff permeabel werden, sobald sie durch  $55^{\circ}$  C. getödtet worden sind, wie erfrorene Gewebestücke schon dargethan haben.

3. Taucht man die Haare von *Tradescantia* eine Minute lang in Wasser von  $51^{\circ}$  C. oder mehr und bringt sie dann unter das Mikroskop in kaltes Wasser, so findet man wie erwähnt, den Protoplasmaschlauch erstarrt, geronnen, während sich die Zellhaut blasig von ihm abhebt; der rothe Farbstoff des Zellsaftes dringt nun durch den getödteten Schlauch heraus, erfüllt die Räume zwischen diesem und der aufgetriebenen Zellhaut, erst später tritt er durch diese hindurch in's Wasser. Der geronnene Protoplasmaschlauch hat also seine Undurchdringbarkeit oder seine rückhaltende Kraft, die er im lebenden Zustande dem Farbstoff entgegensetzte, verloren. Dass der lebende Schlauch die Fähigkeit besitzt, die Exosmose des Farbstoffes zu hindern, hat zuerst Nägeli (*Pflanzenphysiolog. Untersuchung. Heft I. 1855 p. 21 ff.*) gezeigt<sup>1)</sup>. Ich selbst überzeugte mich, dass die in Zuckerlösung liegenden *Tradescantia*haare ihre Schläuche stellenweise von der Wand der Zellen abziehen (kontrahiren) ohne dass rother Farbstoff aus dem Zellsaft durch den Protoplasmaschlauch heraustritt; erst nach Stunden, wenn die Zelle durch die beständige Berührung mit Zuckerlösung getödtet ist, dringt der Farbstoff durch den Schlauch, erfüllt den Raum zwischen diesen und der Zellwand und tritt endlich auch aus dieser in's Wasser über.

1) Es ist auch zu vergleichen: Nägeli: *Botanische Mittheilungen im Sitzungsberichte der Münchener Akademie 1861: über die Wirkung des Frostes auf die Pflanzenzellen.*



4. Der Verlust der zurückhaltenden Kraft, die Erhöhung der Permeabilität der Zelle, welche durch die vorstehenden Thatsachen erwiesen wird, macht sich auch hier, wie bei erfrorenen Geweben durch anderweitige Erscheinungen geltend. Lässt man grössere Stücke von Betawurzeln und hartem Kürbisfleisch eine Stunde lang in Wasser von  $55^{\circ}$  C. liegen, so sind sie dann schon merklich weich, bei gelindem Druck treten Tropfen heraus. Lässt man sie aber in Wasser von  $70^{\circ}$  C. eine Stunde lang verweilen, so nehmen sie genau die Konsistenz erfrorener Stücke an; man kann diese Gewebemassen alsdann mit leichtem Druck zusammenpressen, wobei der Zellsaft in Strömen herausquillt, während frische Gewebestücke dem heftigsten Druck der Hand ihre Festigkeit und Elasticität entgegenstellen, ohne einen Safttropfen austreten zu lassen.

Die durch  $51^{\circ}$ — $70^{\circ}$  C. getödteten Zellen lassen, gleich den erfrorenen, ihren Zellsaft in die Intercellularräume des Parenchyms austreten, auch ohne äusseren Druck; es ist dies aus dem Umstand zu schliessen, dass die so erwärmten Pflanzentheile viel durchscheinender werden, was nur durch Verdrängung der Luft aus den Zwischenräumen des Parenchyms durch Saft zu erklären ist; dem entsprechend kollabesciren die Zellen, indem sie ihren Saft theilweise austreten lassen und dadurch geht die Steifheit und Turgescenz des Ganzen verloren. Blätter von *Sambucus nigra*, *Solanum tuberosum*, *Nicotiana rustica*, *Tropaeolum majus* u. a. 10 Minuten lang in Wasser von  $70^{\circ}$  C. eingetaucht, sind bei dem Herausziehen völlig schlaff, wie nasse Lappen und zugleich durchscheinend wie erfrorene Blätter.

Die erhöhte Permeabilität macht sich endlich auch hier wie bei erfrorenen Pflanzentheilen dadurch geltend, dass sie sehr rasch vertrocknen, indem die getödteten Zellen dem Austritt des verdunstenden Wassers keinen Widerstand mehr entgensetzen.

Ich schliesse mit der Hinweisung auf eine Folgerung aus den vorstehenden Angaben, welche geeignet sein dürfte, einen Irrthum zu berichtigen. — Um Farbstoffe und andere Substanzen aus dem Pflanzengewebe auszuziehen, wendet man bekanntlich meist kochendes Wasser an, da das kalte den erwünschten Dienst nicht leistet. Es wird dies zuweilen so dargestellt, als ob das kochende Wasser nöthig wäre, um vermöge seiner hohen Temperatur jene Stoffe erst zu lösen. Das mag in einzelnen Fällen richtig sein; im Allgemeinen aber darf man annehmen, dass die durch kochendes Wasser ausziehbaren Stoffe schon in Zellsaft gelöst sind, das Kochen hat dann den Zweck, die Resistenz des lebenden Schlauches und der Zellhaut zu zerstören und so den ohnehin schon gelösten Stoffen freien Austritt aus den Zellen zu verschaffen.

Die überraschende Aehnlichkeit der durch Erfrieren und der durch hohe Temperatur getödteten Zellen dürfte darauf hinweisen, dass der Vorgang der Tödtung in beiden Fällen ein ähnlicher ist, sich auf dasselbe

Prinzip zurückführen lässt. — Am Ende des ersten Abschnittes suchte ich die durch hohe Temperatur eintretende Tödtung durch einen molekularmechanischen Vorgang wenigstens andeutungsweise zu erklären, indem ich annahm, dass die Kräfte, welche die kleinsten Theilchen des Protoplasma's der Zellhaut u. s. w. in ihrer dem lebenden Zustand entsprechenden Lage zusammenhalten, durch die Temperatur überwunden werden; eine solche Störung der molekularen Anordnung ist nun aber auch bei dem Erfrieren denkbar, ja wahrscheinlich. Bekanntlich kann eine Pflanze gefrieren und nach langsamem Aufthauen fortleben, nach raschem Aufthauen aber ist sie getödtet. Man kann sich sehr wohl denken, dass bei langsamer Schmelzung der erstarrten Säfte, welche das Protoplasma und die Zellhaut durchdringen, die molekulare Bewegung eine langsame und schwache sei, so dass die Moleküle Zeit gewinnen, sich in ihre frühere, dem lebenden Zustand entsprechende Gleichgewichtslage zu ordnen; bei rascher Schmelzung dagegen kann die Molekularbewegung der aus dem erstarrten in den flüssigen Zustand zurückkehrenden Säfte eine so stürmische sein, dass die Moleküle nicht mehr in ihre frühere Gleichgewichtslage zurückkehren, wodurch der dem Leben entsprechende Molekularbau zu Grunde geht. Es ist denkbar, dass hier wie bei der Tödtung durch hohe Temperatur sich eine neue Gleichgewichtslage der Moleküle herstellt, welche in beiden Fällen nahezu dieselbe ist.

Wenn man in dieser Weise versucht, die Tödtung durch hohe Temperatur auf eine rein mechanische Aenderung zurückzuführen, so erscheinen die den Tod begleitenden chemischen Veränderungen als etwas Sekundäres, etwa so wie bei der mechanischen Zermalmung einer Zelle die chemische Zersetzung sich als weitere Folge einstellt. Bei dem Zerquetschen und Zermalmen der Zelle werden zugleich mit der äusseren Form die molekularen Anordnungen zerstört, bei dem Erfrieren und Verbrühen nur die letzteren, während die äusseren Formen sich nicht wesentlich ändern.

Die mechanische Vorstellungsweise der Tödtung der Zellen steht keineswegs im Widerspruch mit der Thatsache, dass auch rein chemische Wirkungen die Zelle tödten; denn zum Begriff des Lebens der Zelle gehört es ebenso sehr, dass die Stoffe in bestimmte chemische Verbindungen eintreten, wie dass die Moleküle der Letzteren sich in bestimmter Lage zusammenordnen: Eines ohne das andere kann dem Zustand des Lebens nicht genügen. Demnach wird der Tod der Zelle ebenso gut eintreten können durch chemische Veränderung der Moleküle wie durch Verrückung derselben aus ihrer Lage.

Bonn, den 10. September 1863.

## V.

### Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter.

1864.

(Aus der „Flora“, Regensburg 1864.)

Wenn im Frühjahr nach dem Erwachen der Vegetation oder selbst im Sommer die Temperatur der Luft für längere Zeit unter ein gewisses, noch nicht genau bekanntes Minimum sinkt, so ist es eine nicht seltene Erscheinung, dass die ersten aus dem Boden hervortretenden Blätter der Keimpflanzen sich nicht grün färben, sondern trotz des sie treffenden Tageslichtes gelb bleiben, als ob sie von tiefster Finsterniss umgeben wären. Ich hatte Gelegenheit diese Erscheinung auf Feldern von Sommergetreide in grosser Ausdehnung wahrzunehmen. Viel häufiger ist sie bei Pflanzen, welche für ihre Keimung und Vegetation höherer Temperaturen bedürfen; bei *Zea Mais*, *Cucurbita Pepo*, *Ipomaea purpurea*, *Phaseolus multiflorus* ist es eine in jedem Jahr leicht zu machende Erfahrung, dass bei rauher Witterung die zum Ergrünen am Licht bestimmten Blattgebilde, nach dem Hervortreten der Keimpflanzen aus der Erde, so lange gelb und klein bleiben, bis die steigende Lufttemperatur ihnen gestattet, unter der Anregung des Lichtes ihre normale grüne Färbung anzunehmen; ist dagegen zur Zeit des Durchbruches der Keimpflanzen die Temperatur günstig, so ergrünen die sich rasch entfaltenden Blätter ebenso schnell als sie wachsen, so dass es bei oberflächlicher Beobachtung fast scheint, als ob sie schon grün aus der Erde hervorkämen. Besonders klar tritt diese Wirkung einer zu niederen Temperatur dann hervor, wenn bei rauhem Wetter gleichzeitig Pflanzen derselben Art im Zimmer und vor dem Fenster sich entwickeln; in diesem Falle geniessen die ersteren bei geringerer Beleuchtung eine höhere Temperatur, während die letzteren umgekehrt bei stärkerem Licht eine niedrigere Temperatur vorfinden.



Ganz ähnliche Erscheinungen treten aber auch zuweilen auf, wenn die Pflanzen über die Keimung hinaus schon in vollster Vegetation begriffen sind; es macht sich in diesem Fall noch sicherer, als vorhin, die merkwürdige Thatsache geltend, dass die niedrigste Temperatur, welche für die Ausbildung des grünen Farbstoffs der Blätter nöthig ist, höher liegt, als die niedrigste noch Streckung und Wachsthum der Zellen bewirkende Temperatur. Einen solchen Fall zu beobachten, bot der kalte Juni des Jahres 1862 Gelegenheit; ein warmer April und Mai hatte die Vegetation mächtig gefördert, auch die erste Woche des Juni blieb noch warm und am 8. betrug das Maximum sogar  $24^{\circ}$  R. Von diesem Tage ab trat eine mehrere Wochen anhaltende Regenzeit ein, während welcher die Lufttemperatur so stark sank, dass vom 16. bis 30. Juni die täglichen Minima zwischen  $10$  und  $6,6^{\circ}$  R. schwankten, während die Maxima in einem Zeitraum von neun Tagen  $15^{\circ}$  R. nicht erreichten und selbst zweimal unter  $12^{\circ}$  blieben<sup>1)</sup>. Vom 21. Juni ab machten sich im Garten die Folgen der Temperaturerniedrigung bemerklich. Bei ungefähr einen Fuss hohen Pflanzen von *Holcus saccharatus*, verschiedenen Varietäten von *Zea Mais*, *Setaria italica* waren die älteren, noch in der warmen Zeit entstandenen Blätter schön grün, die während des kalten Wetters hervorgekommenen jüngeren aber völlig gelb, doch saftig und sonst gesund; die mittleren Blätter waren an ihrem oberen Theil während der warmen Tage noch ergrünt, die später hervorgeschobenen Basaltheile dagegen waren gelb geblieben. Aehnlich verhielten sich die mit 3—4 Laubblättern versehenen Pflanzen von *Curcubita Pepo* und *Cucumis sativus*, die schon reich belaubten *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris* und selbst *Polygonum Fagopyrum*. Die jüngeren schon flach ausgebreiteten Blätter waren fahl gelb, die früher entstandenen hatten das gewöhnliche Grün. — Man hätte zweifelhaft sein können, ob nicht der beständig trübe Himmel während der kalten Zeit durch Lichtmangel ein wirkliches Vergeilen bewirkt habe, wenn dem nicht sogleich die Gestalt der gelben Theile widersprochen hätte, auch wurden gleichzeitig im Zimmer kultivirte Kürbis-, Bohnen- und Maispflanzen vollkommen grün, obgleich bei ihnen die Belcuchtung nothwendig viel geringer war als im Freien.

Die genannten Pflanzen sind sämmtlich solche, die zu ihrem Gedeihen hoher Temperaturen (mindestens über  $15^{\circ}$  C.) bedürfen; die weniger anspruchsvollen bei uns wildwachsenden und die übrigen Kulturpflanzen zeigten keine derartigen Abnormitäten, sie bildeten auch während der kalten Zeit grüne Blätter, was ich namentlich für folgende notirte: *Brassica Napus*, *Oleracea*, *Allium Cepa* und *Porrum*, *Linum usitatissimum* und *perenne*, *Beta vulgaris*, *Camelina sativa*, *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, *Papaver somniferum*, *Canabis*, *Helianthus annuus* und *tuberosus*, *Solanum tuberosum* und *Lycopersicum*, *Borrago officinalis*, *Rubia tinctorum*.

1) Diese Angaben nach den in der Bonner Zeitung veröffentlichten Beobachtungen der hiesigen Sternwarte.

Obgleich es nicht überraschen kann, dass ein organisch-chemischer Prozess, wie das Ergrünen des Chlorophylls neben anderen Bedingungen, hier vorzugsweise dem Licht, eine bestimmte Temperatur erfordert, so schien es mir doch nützlich, jene Beobachtungen durch Experimente auf einen bestimmteren Ausdruck zu bringen und dies um so mehr, als unterdessen auch C. Böhm die Mittheilung machte, dass die Kotyledonen an *Pinus Pinea* zu ihrem Ergrünen im Finstern einer Temperatur von mehr als 6—7° R. bedürfen<sup>1)</sup>. Böhm scheint, wenn ich ihn recht verstehe, aus seiner Beobachtung zu schliessen, dass hier die Wärme gewissermassen statt des Lichtes wirksam sei, eine Annahme, welche sich nach meinen Versuchen als durchaus unrichtig herausstellt. Diese führen vielmehr zu folgendem Ergebniss:

Sämmtliche von mir beobachtete, den verschiedensten Familien angehörenden Mono- und Dikotylen bedürfen zu ihrem Ergrünen des Lichtes, aber auch gleichzeitig einer hinreichend hohen Temperatur, deren Minimum von dem specifischen Charakter der Pflanze abhängt; bei diesen Pflanzen ist sowohl Licht ohne hinreichende Temperatur als auch diese ohne Licht nicht im Stande, den grünen Farbstoff auszubilden. Dagegen können alle von mir darauf beobachteten Gymnospermen (*Pinus Pinea*, *canadensis*, *sylvestris*, *Strobus* und *Thuja orientalis*) auch in tiefster Finsterniss in ihren Kotyledonen grünen Farbstoff bilden, dazu bedürfen sie aber gleich den Ersteren einer hinreichend hohen Temperatur. In beiden Fällen ist also die Temperatur massgebend, der Gegensatz liegt in dem Lichtbedürfniss, ein Gegensatz, den ich schon früher betont und gegen eine andere Deutung Böhm's aufrecht erhalten habe<sup>2)</sup>. Meine Versuche zeigen, dass bei den beobachteten Mono- und Dikotylen selbst die höchsten, dem Leben der Pflanzen unschädlichen Temperaturen kein Ergrünen bewirken, wenn nicht hinreichend intensives Licht mitwirkt.

Die hier folgenden Versuche werden diese Sätze bestätigen.

#### Versuch I. *Phaseolus multiflorus*.

In drei Blumentöpfen hatten je drei Keimpflanzen im Finstern sich entwickelt, sie waren vollständig vergeilt, die halb entfalteten Primordialblätter hellgelb<sup>3)</sup>.

Am 3. November 1863 wurden die drei Töpfe folgendermassen behandelt:

1) Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. 1863, Bd. XLVII, p. 349 ff.

2) Lotos 1859 Januar und botanische Zeitung 1860, No. 4.

3) Es ist für vergleichende Versuche dieser Art nothwendig, nur gleich alte etiolirte Pflanzen zu verwenden, weil von dem Alter eines vergeilten Blattes die Geschwindigkeit seines Ergrünes am Licht abhängt; Blätter, welche zu lange im Finstern gewesen sind, verlieren die Fähigkeit, später am Licht grün zu werden.

A. wurde in den mehrfach von mir beschriebenen Heizapparat gestellt; eine der drei Pflanzen mit einem Recipienten von schwarzem Pappdeckel überdeckt, also verfinstert; die beiden anderen blieben dem Licht ausgesetzt; ein kleines Thermometer wurde so angebracht, dass es die Temperatur der Luft dicht neben der Pflanze angab. Der Apparat wurde mit seiner Glasglocke bedeckt und durch eine Spirituslampe geheizt.

B. wurde so gestellt, dass er möglichst gleiche Beleuchtung von den Fenstern her erhielt, eine seiner Pflanzen wurde ebenfalls wie in A. verfinstert, ein Thermometer dicht neben die Pflanzen befestigt und das Ganze mit einer Glasglocke bedeckt.

C. erhielt dieselbe Einrichtung wie B. und wurde vor ein Nordfenster gestellt; die Beleuchtung war für die beiden nicht verfinsterten Pflanzen dieses Topfes etwas stärker als für die in A. und B.

In keinem Falle kamen direkte Sonnenstrahlen an die Pflanzen.

Die Temperatur war im Heizapparat (A.) von 9 Uhr Morgens bis 12 Uhr Mittags beständig  $30-33^{\circ}\text{C.}$ ; schon  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach dem Anfang des Versuches zeigte sich an den Blättern der dem Licht ausgesetzten Pflanzen ein deutlich grüner Ton, der um 12 (also nach 3 Stunden) in ein vollständiges, doch noch helles Grün überging; von 12—2 Uhr sank die Temperatur auf  $24^{\circ}\text{C.}$ , um bis 4 Uhr abermals auf  $32^{\circ}$  zu steigen; die beleuchteten Blätter waren nun um 4 Uhr Abends, also nach 7 Stunden rein und satt grün, dagegen waren die unter dem schwarzen Recipienten befindlichen, bei derselben Temperatur, ganz unverändert geblieben, ihre Blätter hatten noch das ursprüngliche reine Hellgelb.

Bei B. schwankte die Temperatur unter der Glocke während derselben Zeiten zwischen  $17-20^{\circ}\text{C.}$ ; die erste Spur einer hellgrünen Färbung an den beleuchteten Blättern trat hier erst um 2 Uhr, also nach 5 Stunden ein, die Färbung war selbst um 4 Uhr noch unbedeutend; die verfinsterte Pflanze dieses Topfes blieb völlig unverändert gelb.

Bei C. schwankte die Temperatur zwischen  $8$  und  $10^{\circ}\text{C.}$ ; Abends um 4 Uhr waren sowohl die beleuchteten als die verfinsterten Blätter noch unverändert gelb.

## Versuch II. Zea Mais.

In drei Blumentöpfen je drei etiolirte Pflanzen, deren erstes Blatt völlig gelb und entfaltet war. Der Versuch wurde am 4. Nov. 1864 genau in derselben Art wie I durchgeführt.

A. Im Heizapparat von 9 Uhr Morgens bis 12 Uhr Mittags  $30-34^{\circ}\text{C.}$ , von 12 bis 2 Uhr  $34-25^{\circ}\text{C.}$ , von 2 bis 4 Uhr  $25-34^{\circ}$ . Die beleuchteten Blätter zeigten  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach dem Anfang am unteren jüngeren Theil der Lamina die erste Spur des Ergrünens, nach 7 Stunden (um 4 Uhr) waren



sie schön und sattgrün; die verfinsterte Pflanze hatte trotz der hohen Temperatur ihre ursprünglich gelbe Färbung nicht im Geringsten verändert.

B. Im Zimmer bei  $16-17^{\circ}\text{C}$ . und gleicher Beleuchtung wie A.; die beleuchteten Blätter zeigten erst nach 5 Stunden eine Spur von Grün, aber selbst nach 7 Stunden war die Färbung kaum so stark wie bei A. nach 2 Stunden; die Pflanze unter dem schwarzen Recipienten blieb unverändert gelb.

C. Bei  $13-14^{\circ}\text{C}$ . vor dem Fenster zeigte sich selbst nach 7 Stunden noch keine Spur grüner Färbung.

Am nächsten Tage wurde bei sehr trübem Licht der Topf C. mit seinen noch unveränderten Pflanzen in den Heizapparat gestellt; von 9—10 Uhr stieg die Temperatur der Luft unter der Glocke auf  $38^{\circ}\text{C}$ ., von 10—12 Uhr war sie fast konstant  $40^{\circ}\text{C}$ .; die beiden beleuchteten Pflanzen waren um 12 Uhr, also nach 3 Stunden schön grün, die dritte unter dem dunklen Recipienten war noch unverändert gelb.

Versuch III. Um zu erfahren, wie eine niedere Temperatur während langer Zeit auf etiolirte gelbe Blätter bei hinreichendem Licht einwirkt wurde am 28. Januar 1864 ein Topf mit 10 etiolirten Maispflanzen und ein solcher mit etiolirten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* zwischen ein Doppelfenster eines niemals geheizten, halb unterirdischen, in seiner Temperatur nur wenig wechselnden Raumes gestellt; der westliche Himmel gab die Beleuchtung. Das dicht neben den Pflanzen aufgestellte Thermometer zeigte während 15 Tagen niemals mehr als  $6^{\circ}\text{C}$ ., gewöhnlich schwankte es zwischen  $3-5^{\circ}\text{C}$ ., nur einmal sank es morgens auf  $0^{\circ}$ ; die Temperatur blieb also immerfort unter dem Keimungsminimum dieser Pflanzen, welches nach meinen früheren Bestimmungen  $7,5^{\circ}\text{R}$ . beträgt<sup>1)</sup>. Das Resultat war, dass die etiolirten Blätter beider Pflanzen völlig unverändert gelb blieben, auch keine Zunahme ihrer Dimensionen erkennen liessen, die Pflanzen waren durch die niedere Temperatur in völligen Ruhezustand versetzt; man darf also schliessen, dass Temperaturen unter  $6^{\circ}\text{C}$ ., d. h. solche unter dem Keimungsminimum dieser Pflanzen überhaupt kein Ergrünen derselben bewirken. Dagegen zeigt der folgende Versuch, dass dieselbe Temperatur bei anderen Pflanzen, deren Keimungsminimum tiefer liegt, noch Chlorophyllbildung unter dem Einfluss des Lichtes bewirkt.

#### Versuch IV. *Brassica Napus*.

Drei Töpfe mit zahlreichen, im Finstern gekeimten Rapspflanzen, deren entfaltete Kotyledonen gelb waren, wurden am 4. Febr. 1864 folgendermassen vertheilt:

<sup>1)</sup> Jahrb. für wiss. Bot. II. p. 365.

Topf A. im geheizten Zimmer an das Südostfenster gestellt,  
B. wurde in die Nähe des Ofens,

C. in das Doppelfenster neben die Pflanze des Versuchs III gestellt.

A. hatte täglich  $7-14^{\circ}\text{C}$ .; B. bei geringer Beleuchtung eine höhere (nicht näher bestimmte) Temperatur, bei C. war die Temperatur vom 5. bis 12. Februar meist  $3-5^{\circ}\text{C}$ .

Die Pflanzen in A. wurden binnen 24 Stunden deutlich grün, ebenso die in B.; die Pflanzen in C., neben den nicht ergrünenden Bohnen und Mais, zeigten nach 3 Tagen eine Spur von Grün, nach 7 Tagen wurden die Kotyledonen sattgrün; zugleich trat ein geringes Wachsthum derselben ein, denn das Keimungsminimum dieser Pflanzen liegt unter  $4^{\circ}\text{R}$ . (s. a. a. O.).

Versuch V. *Sinapis alba*; etiolirte Keimpflanzen am 3. Februar in das Doppelfenster wie die vorigen gestellt, zeigten schon nach 2 Tagen den Anfang des Ergrünens.

Versuch VI. *Allium Cepa*. Ueberwinterte Zwiebeln in kleine Töpfe gepflanzt, hatten im März im Mistbeet unter sehr grossen Blumentöpfen (ohne Loch), also im Finstern ausgetrieben; die 2—4 Zoll langen Blätter waren rein gelb.

Am 18. März wurde A. unter freien Himmel gestellt,  
B. im Mistbeet unter Deckfenster gelassen,  
C. in das Zimmer neben den Ofen gebracht.

A. hatte bis 5 Uhr (von 8 Uhr Morgens ab) vollen Sonnenschein, die Lufttemperatur war Morgens nahe  $0^{\circ}$  und erreichte Mittags  $9,4^{\circ}\text{C}$ .; es trat keine merklich grüne Färbung auf.

B. hatte dieselbe, durch das Fenster gemilderte Beleuchtung bei  $15^{\circ}\text{C}$ . und war Abends deutlich hellgrünlich; C. bei diffusen Licht und  $20-30^{\circ}\text{C}$ . (mit Strahlung des Ofens) wurde bis dahin ziemlich sattgrün.

Versuch VII. Drei im Finstern ausgekeimte Zwiebeln von *Allium Cepa* wurden am 2. Mai 1864 um 12 Uhr Mittags folgendermassen behandelt:

A. unter Glasglocke an ein Westfenster gestellt,  
B. in den Heizapparat bei gleicher Beleuchtung,

C. in denselben Apparat unter einen undurchsichtigen Recipienten gestellt.  
— Der Versuch fand während eines Landregens bei trübem Lichte statt. Bis 4 Uhr Abends zeigte das Thermometer dicht neben A.  $13-14^{\circ}\text{C}$ ., neben B. und C.  $33-36^{\circ}\text{C}$ .; nach 4 Stunden waren die Blätter von A. noch unverändert gelb, die von B. deutlich grün, die von C. (bei gleicher Temperatur mit B.) unverändert gelb.

Versuch VIII. *Carthamus tinctorius* und *Cucurbita Pepo*. Von jeder Art 2 Töpfe mit etiolirten Keimpflanzen; 11. März 1864; 11 Uhr.

A. und A.<sup>1</sup> in das geheizte Zimmer gestellt, vor Sonnenlicht geschützt.  
B. und B.<sup>1</sup> zwischen das bei Versuch III erwähnte Doppelfenster gestellt.

Für A. und A.<sup>1</sup> war die Temperatur 14—15° C., und schon am Abend des folgenden Tages waren beiderlei Pflanzen grün; am 24. um 11 Uhr sattgrün.

Für B. und B.<sup>1</sup> schwankte die Temperatur zwischen 10—6° C. und bis zum 25. trat keine Spur grüner Färbung an den Kotyledonen auf.

Versuch IX. *Cucurbita Pepo*. Am 13. April 1864 wurden 4 Töpfe mit im Finstern entwickelten Keimpflanzen und rein gelben Kotyledonen folgendermassen vertheilt:

A. in den Heizapparat, nahe dem Westfenster eingestellt.

B. in denselben Apparat, aber mit undurchsichtigem Recipienten bedeckt.

C. und C.<sup>1</sup> unter einer Glasglocke an das benachbarte Westfenster gestellt; Anfang des Versuchs um 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr Morgens.

Für A. und B. stieg die Temperatur bis 7 Uhr auf 25° C., hielt sich von 8—11 Uhr auf 30—33° C., um bis 1 Uhr auf 20° C. zu sinken; bei A. trat die erste Spur des Ergrüens nach 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden ein, nach 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden waren die Kotyledonen intensiv grün. Die Pflanzen in B., bei gleicher Temperatur aber im Finstern, waren nach 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden unverändert gelb.

Für C. und C.<sup>1</sup> war die Temperatur von 7—11 Uhr beständig nahe 13° C., bis 1 Uhr stieg sie auf 16° C.; die Kotyledonen blieben binnen 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden unverändert gelb.

Die grünen Pflanzen A. und die noch unverändert gelben C. wurden um 1 Uhr in den finsternen Schrank zurückgestellt; A. blieb daselbst, um seine Färbung nicht zu ändern; dagegen wurde C. an den folgenden 3 Tagen jedesmal um 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr Morgens an das Westfenster gestellt und um 1 Uhr Mittags wieder in den Schrank zurückversetzt. Im Ganzen waren also die Pflanzen in C. dem Licht 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mal 4 Stunden = 26 Stunden dem Licht ausgesetzt, wobei die Temperatur am Fenster von 13—16° C. schwankte; aber selbst nach dieser 26stündigen Beleuchtung war die allerdings eingetretene grüne Färbung noch nicht so stark als bei A. nach 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden. Nehmen wir der Kürze wegen die Temperatur bei A. als 30° C., bei C. als im Mittel 15° C. an, so ist ersichtlich, dass 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden Licht bei 30° C. mehr geleistet haben als 26 Stunden desselben Lichts bei 15° C. Wäre die Zeit des Ergrüens der Temperatur umgekehrt proportional, so hätte C. binnen 13—14 Stunden ebenso grün werden müssen, wie A. bei 6<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden; statt dessen bedurfte es mehr als der vierfachen Zeit; es wäre daher nicht unmöglich, dass bei gleicher Beleuchtung das Ergrünen dem Quadrat der Temperatur proportional wäre; dies muss indessen der Entscheidung durch weitere Versuche überlassen werden.



Versuch X. *Pinus Pinea* und *P. canadensis*.

Diese Versuche wurden zur Prüfung der oben citirten Angaben Böhm's unternommen. Vorher sei bemerkt, dass nicht bloss bei *Pinus Pinea* die Kotyledonen in tiefster Finsterniss grün werden, sondern dass auch, wie ich schon in Flora 1862, p. 213 angab, *Pinus sylvestris* und *Thuja orientalis* sich ebenso verhalten. Neuere Versuche zeigten mir dieselbe Erscheinung bei *Pinus Strobis* und *canadensis*. Um eine möglichst tiefe Finsterniss zu erzielen und den Gegensatz zwischen diesen Gymnospermen und den Mono- und Dikotylen zur klarsten Anschauung zu bringen, verfuhr ich folgendermassen. Ich säete zahlreiche Samen von *P. Pinea*, *Strobis* und *canadensis* in Töpfe, dazwischen wurden Körner von *Triticum* und *Helianthus annuus* gelegt, die Samen sorgfältig mit Erde bedeckt und nun jeder Topf auf eine grosse irdene Schüssel gestellt, welche mit feinem Sand gefüllt war. Ueber jeden Topf wurde zunächst eine aus dickem Pappdeckel bestehende Glocke gestülpt, so dass der untere Rand derselben in den Sand eindrang. Die so hergerichteten Apparate wurden endlich in grosse hölzerne Kästen gestellt, die ihrerseits nur von diffusem Licht gestoffen wurden. Bei hinreichend hoher Temperatur zeigten sich nun die Kotyledonen der *Pinus*keime schon innerhalb des Endosperms grün, sobald die Wurzel aus dem Samen austrat, während dagegen die Weizen- und Sonnenrosenkeime ihre gelben Blattgebilde wie sonst im Finstern entfalteten. So verhielt es sich bei 12—15° C. im Zimmer. Bei einem im November und Dezember 1863 angestellten Versuch, wo in dem Kellerraum die Temperatur binnen 4 Wochen von 11° C. auf 8 und 7° C. sank, traten Erscheinungen ein, welche die Angabe Böhm's bestätigen. Bei *Pinus Pinea* blieben in einem Falle die Kotyledonen sehr hell gelbgrün, an anderen Exemplaren wurde nur die Basis der Kotyledonen grünlich, alles Uebrige blieb gelb. Bei *P. canadensis* durchbrachen einzelne Pflänzchen, die wohl schon während der höheren Temperatur angefangen hatten zu keimen, mit grünen Kotyledonen die Erde; andere im selben Topf, die wahrscheinlich später, als die Temperatur schon mehr gesunken war, erst zu keimen anfangen, brachten völlig gelbe Kotyledonen über die Erde. *P. Strobis* hat bei dieser niederen Temperatur nicht gekeimt.

Bonn, den 16. August 1864.

## VI.

### Ueber Emulsions-Figuren und Gruppierung der Schwärm-sporen im Wasser.

1876.

(Aus der „Flora“, Regensburg 1876.)

Lässt man Gefässe mit algenhaltigem Wasser in einem einseitig beleuchteten Raume stehen, so sammeln sich bekanntlich die Schwärmzellen gewöhnlich an dem dem Fenster zugekehrten Rande an; seltner an der entgegengesetzten Seite des Gefässes. Sind die Zoosporen in beträchtlicher Zahl vorhanden, so bilden sie oft eigenthümlich geformte Wolken: Tupfen, Netze, Strahlen, baumartig verzweigte Figuren u. dgl.

Seit Nägeli<sup>1)</sup> 1860 die Aufmerksamkeit der Botaniker auf diese, zum Theil schon von Treviranus wahrgenommene Erscheinung hingelenkt hatte, ist dieselbe wiederholt Gegenstand weiterer Beobachtung gewesen; so von Seiten Cohns<sup>2)</sup>, Famintzins<sup>3)</sup>, Paul Schmidt's<sup>4)</sup> und Dodel's<sup>5)</sup>, ohne dass jedoch Uebereinstimmung in den thatsächlichen Angaben erzielt oder die wahre Ursache der Erscheinung aufgefunden wurde.

Alle Beobachter, von Treviranus bis auf Dodel, betrachten das Licht als das äussere Agens, welches die Zoosporen veranlasst, sich am Fensterande oder am entgegengesetzten Rande des Wassergefässes anzusammeln; dem entsprechend wurde das Verhalten der Zoosporen in diesen Fällen auch als Heliotropismus bezeichnet. Ueber die Ursache der oben erwähnten Wolkenbildungen, die zuerst von Nägeli beschrieben wurden, hat sich meines

1) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. Heft II. p. 102 ff.

2) Cohn, schlesische Gesellsch. f. vaterl. Kultur 19. Oktb. 1864.

3) Famintzin, Mélanges biologiques tirés de bullet. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg T. VI. 1866.

4) P. Schmidt, Dissertation über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Breslau 1870.

5) Dodel, bot. Zeit. 1876 Nr. 12.

Wissens eine bestimmte Meinung noch nicht herausgebildet. Jedenfalls geht aber aus der vorliegenden Litteratur hervor, dass die Schriftsteller sowohl die Randansammlungen, wie die wolkigen Figuren, welche die Zoosporen im Wasser bilden, für Lebenserscheinungen derselben halten, welche durch äussere Einflüsse modifizirt werden.

Länger fortgesetzte Untersuchungen haben mich dagegen zu dem Ergebniss geführt, dass die fraglichen Gruppierungen der Zoosporen in Wasser überhaupt nicht Lebenserscheinungen derselben sind, da ganz gleichartige Vorgänge auch an Emulsionen von Oel in wässrigem Alkohol stattfinden, und dass das Licht dabei entweder gar nicht oder nur indirekt theilhaftig ist, da alle hier in Betracht kommenden Erscheinungen auch im Finstern hervorgerufen werden. Die Randansammlung sowohl wie die wolkigen Figuren werden vielmehr veranlasst durch Strömungen, welche durch kleine Temperaturdifferenzen im Wasser stattfinden.

Zu diesem gewiss unerwarteten Ergebniss bin ich in folgender Weise gelangt.

Im Juli 1875 fand sich in der Umgebung unseres botanischen Gartens eine umfangreiche Wasserlacke, welche von Schwärmsporen einer mir unbekannten Art in dem Grade erfüllt war, dass selbst kleine Quantitäten des Wassers deutlich grün erschienen. Ich benutzte diese Gelegenheit, eine Reihe von Versuchen anzustellen, da ich die fraglichen Erscheinungen bis dahin nur gelegentlich und unvollkommen wahrgenommen hatte und mich im Uebrigen an die von Anderen gegebenen Beschreibungen zu halten genöthigt war. Mit anderen unaufschiebbaren Arbeiten beschäftigt, musste ich mich jedoch zunächst damit begnügen, eine Reihe der von den genannten Beobachtern erwähnten Phänomene zu konstatiren. Doch fiel mir eine bis dahin nicht beschriebene Thatsache auf, die ich sehr häufig wahrnahm. Waren die mit dem grünen Wasser gefüllten Gefässe (gläserne Krystallisirschalen und gewöhnliche Teller) mit flachen Glasscheiben, mit grossen Glasglocken oder mit undurchsichtigen Recipienten von Pappendeckel<sup>1)</sup> bedeckt, einige Zeit ruhig stehen geblieben, so bemerkte ich vor und unmittelbar nach dem Abdecken konzentrisch angeordnete Wolkenbildungen, in Form von Ringen, konzentrisch mit dem kreisförmigen Gefässrand, oder strahlige Figuren, deren Mittelpunkt mit dem des Gefässes zusammenfiel, und deren Radien

---

1) Diese noch mehrfach zu erwähnenden Recipienten bestehen aus sehr dickem, mit schwarzem Papier überzogenen Pappendeckel und haben die Form von Cylindern, die unten offen, oben geschlossen sind; in den verschiedensten Grössen, von circa 25 cm Weite und Höhe, bis zu 40 cm Weite und 74 cm Höhe finden sie in meinem Laboratorium häufige Verwendung. Um am unteren Rand kein Licht eindringen zu lassen, wird eine hinreichend breite Zinkschale mit Sand gefüllt, auf diesen das Objekt und nun der Recipient so auf den Sand gestellt, dass der Rand tief in diesen eindringt.



vom Rand nach dem Centrum, oder von diesem nach dem Rande hin sich verloren; oft Ringe und Strahlen gleichzeitig in schöner Verbindung. Während ich diese Figuren nach dem Abdecken betrachtete, veränderten sie sich zusehends mit grosser Geschwindigkeit; aus den Kreisen gingen Radian hervor, oder die Strahlen verzweigten sich, oder die ganze Figur löste sich in einigen Sekunden in Tupfen oder in Netze auf; ein phantastisches Spiel, welches damit endigte, dass endlich die Schwärmsporen sich am Fensterrande ansammelten.

Die Geschwindigkeit und Form dieser Veränderung sowohl, wie die Erwägung, dass mit dem Abdecken nothwendig eine gesteigerte Verdunstung, also auch eine innere Wasserbewegung verbunden sein müsse, führten mich zu der Ansicht, dass zunächst die wolkigen Figuren nur der Ausdruck von Wasserströmungen seien, welche vorwiegend in vertikalen Rotationen der Wassertheilchen bestehen. Betreffs der späteren Ansammlung der Zoosporen am Fensterrand hielt ich einstweilen noch an der alten Ansicht, dass dieselbe durch das Licht bewirkt werde, fest. Aber gerade dieser Punkt gewann für mich ein besonderes Interesse, da ich mit theoretischen Betrachtungen über die Natur des Heliotropismus beschäftigt war. So entschloss ich mich endlich, im Februar 1876 den Versuch zu wagen, ob es möglich sei, die Gruppierungen und Randansammlungen der Schwärmsporen künstlich nachzuahmen, was über Erwarten gut gelang.

Ich ging dabei von der Annahme aus, dass das specifische Gewicht der Zoosporen von dem des Wassers, wenn überhaupt nur sehr wenig verschieden sein könne; denn wäre die Differenz sehr bedeutend, so würden sie trotz ihrer eigenen Beweglichkeit eher oder später doch alle am Grund des Wassers oder an der Oberfläche sich ansammeln müssen, wie es ja auch bei dem Aufhören des Schwärmers gewöhnlich geschieht. Sollten ferner innere Wasserströmungen die Ursache der fraglichen Erscheinungen sein, so kam ausserdem die Grösse der Schwärmsporen mit in Betracht. So kleine Körper besitzen im Verhältniss zu ihrer Masse eine beträchtlich grosse Oberfläche; und so können schon sehr schwache Bewegungen des Wassers eine Stosskraft geltend machen, deren Wirkung um so schwächer sein muss, je grösser die Masse im Verhältniss zur Oberfläche des Körpers wird <sup>1)</sup>.

Es kam nun also zunächst darauf an, kleine Körper in Flüssigkeit

<sup>1)</sup> Gestützt auf dasselbe Prinzip, suchte schon Exner, in einer mir erst nach Absendung des Manuskriptes bekannt gewordenen Abhandlung (Wiener Sitzungsber. 1867, Bd. LVI, 2. Abth., p. 116) zu zeigen, dass die sogen. Brown'sche Bewegung von Partikeln äusserster Kleinheit durch äusserst schwache Wasserströmungen hervorgerufen werden. Die hier in Frage kommenden Schwärmsporen und Oeltropfen sind jedoch viel zu gross, um Brown'sche Bewegung zu zeigen, sie folgen daher auch nur stärkeren Strömungen.

zu suspendiren, deren specifisches Gewicht dem der letzteren nahezu oder ganz gleich war.

Bekanntlich kann man durch Mischung von Wasser mit Alkohol, wie es z. B. bei dem berühmten Plateau'schen Versuch geschieht, eine Flüssigkeit herstellen, in welcher ein Oeltropfen sein Gewicht verliert und in jeder Höhe als Kugel frei schwebt. Ist dieses gethan, so braucht man die Flasche, in welcher das Alkoholgemisch mit dem grossen Oeltropfen sich befindet, nur einige Male kräftig zu schütteln um eine Emulsion zu erhalten; der Oeltropfen wird in tausende feiner und feinsten Tröpfchen zertrümmert, welche in der Flüssigkeit schweben. Da ich aber darauf ausging, diese Emulsion zur Bildung wolkiger Figuren zu veranlassen, so schien es zweckmässig, das Oel vorher zu färben, um die etwaigen Figuren, die sich bilden würden, kenntlicher zu machen. Zu dieser Färbung benutzte ich die Alkannawurzel; diese, grob zerkleinert, wurde mit reinem Baumöl übergossen, welches sich nach 24 Stunden prächtig und intensiv roth färbte. Mit diesem rothen Oel, welches hier immer gemeint ist, wenn ich von Oel und Emulsion rede, habe ich nun viele hunderte von Versuchen angestellt.

Die Herstellung der Alkoholmischung in der angegebenen Weise ist jedoch zeitraubend; ich bestimmte daher das specifische Gewicht und den Alkoholgehalt desjenigen Gemisches, in welchem das rothe Oel frei schwebte und stellte nun das Gemisch in grossen Massen her. In einem Glascylinder von mehreren Liter Inhalt wurde das Wasser mit dem Alkohol mittels eines senkrecht wirkenden Rührstabes gut gemischt, bis das specifische Gewicht am Araeometer gemessen 0,920 zeigte, das Alkoholometer nach Tralles aber 59<sup>0</sup>/<sub>100</sub> angab. Ich muss jedoch bemerken, dass dieses Gemisch nicht genau das specifische Gewicht des rothen Baumöls besitzt, sondern etwas schwerer ist als dieses; denn grössere Oeltropfen steigen in demselben sehr langsam empor. Dennoch habe ich gerade dieses Gemisch festgehalten, da die Erfahrung lehrt, dass die damit hergestellten Emulsionen besonders geeignet sind, Figuren und Randansammlungen zu bilden. Um Emulsionen zu erhalten, deren Oel ein wenig schwerer ist, als das der Flüssigkeit, genügt es, der letzteren noch eine kleine Menge Alkohol nach dem Augenmaass zuzusetzen, was nach einiger Uebung leicht gelingt. Ich konnte also Emulsionen darstellen, deren Oel nach Verlauf vieler Stunden sich an der Oberfläche, und solche, wo es sich am Grunde der Flüssigkeit ansammelt. In beiden Fällen ist der Unterschied des specifischen Gewichtes von Oel und Alkoholgemisch sehr gering und die kleinsten Tröpfchen der Emulsion bleiben selbst tagelang frei schweben. Ich habe endlich noch zu bemerken, dass es zweckmässig ist, auf etwa 500 ccm des Alkoholgemisches 5 ccm des rothen Oels zu verwenden, wobei man eine schöne hellrosenrothe Emulsion bekommt; ebenso ist es gut, die Emulsion in einer geeigneten Flasche für einige wenige Versuche jedesmal neu herzustellen.

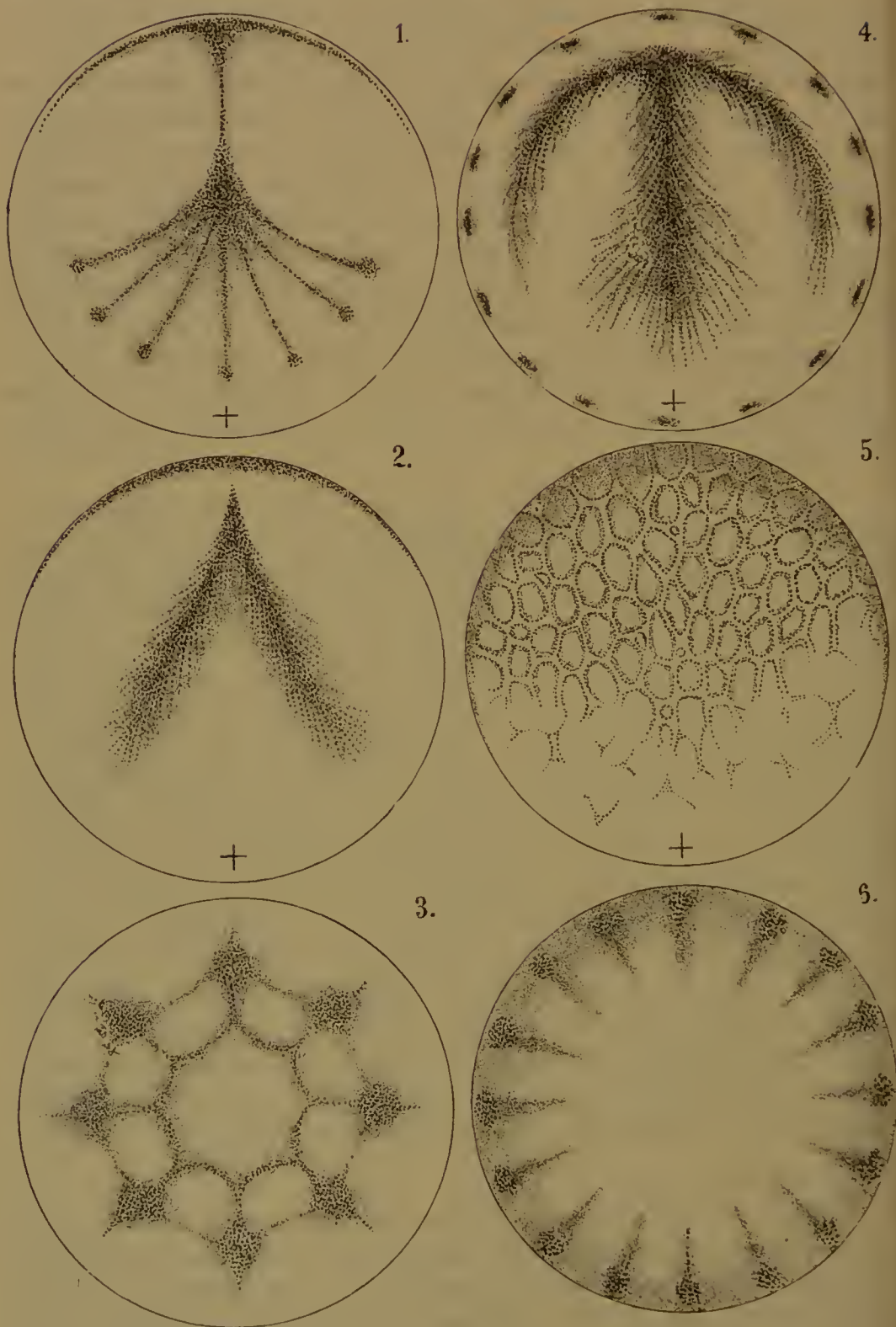
Das Verfahren, derartige Emulsionen zur Bildung von Figuren und Randansammlungen zu veranlassen, besteht nun einfach darin, dass man sie in gewöhnliche, flache Porzellanteller ausgiesst, so dass die Flüssigkeit eine etwa 8 bis 15 mm dicke Schicht bildet. Zur vorläufigen Orientirung verweise ich auf Figur 5; die sechs Figuren zeigen in dem kreisförmigen Umfang der Emulsion im Teller durch die punktirten und verwischten Stellen ausgedrückt, die Formen, in denen sich die Oeltropfen gewöhnlich gruppiren; es kommen jedoch noch viele andere oft sehr schöne Formen vor, die immer mehr oder weniger oft ganz genau den Charakter der Figuren tragen, welche die Zoosporen unter gleichen Umständen im Wasser bilden. Ich will gleich darauf hinweisen, dass die von Nägeli (l. c.) abgebildeten Tupfen und baumförmig verzweigten Wolken bei meinen Emulsionen oft genau in der dort dargestellten Form sich bilden; dass ebenso die strahligen Sterne und konzentrischen Kreise, wie ich sie schon 1875 an den Zoosporen beobachtete, oft wiederkehren.

Die Figurenbildung beginnt unter den Augen des Beobachters unmittelbar nach dem Ausgiessen der Emulsion und vollzieht sich im Laufe von einigen Minuten bis zu einer halben Stunde; zuerst entstehen gewöhnlich Tupfen oder Netze (No. 5); dann aber bilden sich die anderen Formen heraus, die je nach den Umständen in einiger Zeit wie No. 1, 2, 4 oder wie No. 3 und 6 aussehen. Diese Gestalten, aus in lebhafter Bewegung befindlichen Oeltropfen bestehend, erhalten sich dann oft stundenlang unverändert; endlich aber gehen sie zu Grunde, indem die Oeltröpfchen zu grösseren Massen zusammenfliessen. Ganz wie bei den Algengruppirungen, bestehen auch die Oelfiguren nicht allein aus oberflächlich oder am Grund liegenden Tropfen, sondern es sind Wolken, welche die ganze Dicke der Flüssigkeitsschicht oder einen grösseren Theil ihrer Dicke umfassen. — In unseren Abbildungen bedeuten die heller schattirten verwischten Stellen diejenigen Orte, wo die Oeltropfen sehr klein und weniger dicht gelagert sind; die dunkler punktirten Stellen bestehen aus grösseren und dichter gruppirten Oeltropfen; so kommt genau dasselbe Bild zu Stande wie es schon Nägeli für die Zoosporen beschrieben und abgebildet hat, eine Aehnlichkeit, die noch dadurch erhöht wird, dass die Oeltropfen sämmtlich in lebhafter Bewegung sind, so lange die Figur noch überhaupt ihre Gesamtform verändert.

Dieselben Figuren bilden sich, wenn die Teller mit Glasscheiben, mit Glasglocken und mit undurchsichtigen Recipienten bedeckt sind. Deckt man dann plötzlich ab, so treten nun ganz dieselben Veränderungen an den Emulsionsfiguren ein, wie ich sie früher an den Algenfiguren gesehen hatte: die Figuren verwandeln sich in grosse oder kleine Tupfen, in Netze u. s. w.; so rasch, dass man den Einzelheiten des Vorganges kaum folgen kann.



Fig. 5.



Ist das Oel ein wenig leichter, als das Alkoholgemisch, so werden die Figuren sehr schön und prägnant; sie entstehen rasch und dicht an und

unter der Oberfläche der Flüssigkeit; ist das Oel dagegen ein wenig schwerer als das Alkoholgemisch, so bilden sich die Figuren langsamer, bleiben meist etwas plumper und kommen am Grunde der Flüssigkeit zur Ruhe. Uebrigens ist ihre Gesamtform in beiden Fällen im Wesentlichen dieselbe, wobei aber ein sehr wichtiger Unterschied darin hervortritt, dass in solchen Fällen wie No. 1, 2, 4, 5 die Lage der Figur im Teller bei gleichen äusseren Umständen genau die entgegengesetzte ist; gelten z. B. die genannten Figuren für Oel, welches leichter als die Flüssigkeit ist, so würden bei Oel, schwerer als diese, die Figur so umzukehren sein, dass die Zeichen  $+$  und  $-$  vertauscht wären. Wir werden unten sehen, dass dieses nothwendig so sein muss und dass dieselbe Erscheinung auch an Zoosporen hervortritt, je nachdem ihr spezifisches Gewicht kleiner oder grösser als das des Wassers ist.

Indem Tupfen und Netze gewöhnlich nur Uebergangsbildungen sind, können wir die definitiven Formen der Emulsionsfiguren, ganz so wie die der Zoosporenansammlungen (s. unten) in zwei Hauptgruppen eintheilen, die ich als konzentrische und polarisirte Formen unterscheide.

Die konzentrischen, wie No. 3 und 6, bestehen aus Ringen oder Strahlen oder aus Kombinationen beider, so dass der Mittelpunkt des Tellers zugleich der Mittelpunkt der Figur ist, welche ihrerseits regelmässig geordnet, d. h. so geformt ist, dass man sie durch mehr als eine vertikale Ebene in symmetrische Hälften zerlegt denken kann.

Die polarisirten Emulsionsfiguren, wie No. 1, 2, 4 (z. Thl. auch 5) sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr Bildungscentrum gewöhnlich einem Punkte des Tellerrandes entspricht; durch diesen Punkt kann man sich eine vertikale Ebene so gelegt denken, dass die ganze Figur in zwei symmetrische Hälften getheilt wird; bei unseren Figuren 1, 2, 4 liegen diese rechts und links. Jede andere Theilung der Figur ergiebt ungleiche Hälften. Die entgegengesetzten Punkte des Hauptschnittes der Figur, durch welchen sie symmetrisch getheilt wird, also die in unsern Bildern durch die Zeichen  $+$  und  $-$  angedeuteten Punkte, nenne ich die beiden Pole der Figur.

Figur 1, 2, 4 sind sehr häufig wiederkehrende Formen polarisirter Emulsionsfiguren, es kommen aber auch noch viele andere Kombinationen vor.

Findet überhaupt eine Ansammlung am Rande des Tellers statt, so folgt diese bei konzentrischen Figuren dem ganzen Tellerrande; bei polarisirten Figuren ist dagegen die Randlinie, wie ich diese Ansammlung nenne, immer nur einseitig und ausnahmslos an demjenigen Rande des Tellers entwickelt, nach welchem die Spitze der Figur hinzieht, wie Figur 1, 2, 4 zeigt. Ist das Oel leichter als die Flüssigkeit, wie in diesen eben genannten Abbildungen, so liegt die Randlinie an der Oberfläche der Flüssigkeit, am negativen Pol; ist das Oel schwerer, so liegt sie am positiven Pol und zwar am Grunde der Flüssigkeit; was ebenfalls bei den Zoosporen wiederkehrt.

Was nun die Entstehungsursachen der beiden Hauptformen betrifft, so will ich zunächst Folgendes hervorheben. Steht der Teller in der Nähe eines (nicht von der Sonne getroffenen) Fensters, oder in der Nähe eines geheizten Ofens, so entsteht immer eine polarisirte Figur; überhaupt immer, wenn die Temperatur der Umgebung auf einer Seite geringer als auf der anderen ist. Stellt man dagegen den Teller an einen Ort, wo entfernt vom Ofen und Fenster eine möglichst gleiche Vertheilung der Wärme rings um den Teller stattfindet, was noch dadurch unterstützt wird, dass man einen Recipienten überstülpt, so entsteht eine konzentrische Figur. Uebrigens ist es zur Entstehung polarisirter Figuren gleichgültig, ob der Teller bedeckt oder unbedeckt ist, wenn nur eine Temperaturdifferenz entgegengesetzter Seiten sich geltend machen kann; daher bilden sich diese Figuren am kräftigsten, wenn der Teller auf einer Fensterbrüstung steht, während es draussen kalt ist und der Ofen im Zimmer stark geheizt wird. Ist die Luft im Zimmer und draussen gleich warm, so entsteht selbst am offenen Fenster eine konzentrische Figur.

Die Spitze der polarisirten Figur sowie die Randlinie sieht immer nach der kälteren Seite hin, wenn wie in No. 1, 2, 4 das Oel leichter ist als die Flüssigkeit; genau umgekehrt ist es, wenn das Oel schwerer ist.

Um jeden Zweifel zu beseitigen, dass es sich hier nur um Temperaturdifferenzen handelt, wurden sehr zahlreiche Versuche in der Art angestellt, dass eine unbedeutende stärkere Erwärmung an einer Seite des Tellers willkürlich eingeleitet wurde. Zu diesem Zwecke benutzte ich grosse allseitig geschlossene (mit einem Loch versehene) Zinkgefässe, deren jedes mehrere Liter Wasser aufnimmt; von diesen wurde eines erwärmt bis auf etwa 25—40° C.; das andere enthält kaltes von circa 12° C. Diese beiden Gefässe wurden auf einen Tisch oder im Inneren eines grossen Schrankes, der lichtdicht geschlossen werden kann, so aufgestellt, dass der Teller mit der Emulsion entweder zwischen ihnen oder so auf ihnen stehen konnte, dass entgegengesetzte Punkte seines Randes verschiedene Temperatureinflüsse erfuhren; die Emulsion selbst hatte circa 17° C.; die Flüssigkeit wurde also an dem einen Tellerrande abgekühlt, am anderen erwärmt. Diese Temperaturänderung war jedoch eine sehr wenig energische und mit der Hand an den Tellerrändern kaum eine Differenz wahrzunehmen. Dennoeh genügte sie vollkommen, die entstehende Emulsionsfigur zu polarisiren und zwar bei leichterem Oel so, dass Randlinie und Spitze der Figur am kälteren Rande sich bildeten; man nehme an, dass bei unseren Bildern Fig. 1, 2, 4, 5 die mit dem Minuszeichen (—) versehene Seite des Tellers auf dem kalten, die mit + bezeichnete auf dem warmen Gefässe stand, so hat man ein vollständiges Bild des Effekts für den Fall, dass das Oel leichter ist als das Alkoholgemisch; ist jenes dagegen schwerer als dieses, so ist die am Grund der Flüssigkeit entstehende Figur gerade entgegengesetzt orientirt betreffs der Zeichen + und —.



Dieser Erfolg tritt ein, mag der Versuch im hellen Zimmer oder in einem dunklen Raume veranstaltet werden, auch dann, wenn das vom Fenster einfallende Licht die Achse der entstehenden Figur rechtwinkelig trifft, oder wenn das Licht so einfällt, dass die Spitze der entstehenden Figur ihm ab statt zugekehrt ist.

Herrscht jedoch eine grosse Temperaturverschiedenheit zwischen dem Zimmer und der äusseren Luft, ist also auf diese Weise die Flüssigkeit im Teller schon merklich beeinflusst, so bedarf es einer stärkeren Temperaturdifferenz der beiden Wassergefässe um die Umkehrung der Figur zu bewirken und auf jeden Fall ist leicht zu erkennen, dass die Lage der Achse der Figur nicht allein aus der Lage der beiden Wassergefässe, sondern auch aus der des Fensters und des geheizten, wenn auch entfernten Ofens mit resultirt.

Mit gleichem Erfolg, wie die genannten Wassergefässe, benutzte ich je zwei schwere Eisenklumpen, deren einer erwärmt wurde, der andere kalt blieb und auf deren Ränder der Teller mit der Emulsion gestellt wurde.

In anderen Fällen stellte ich den Teller auf einen Dreifuss mitten im Saal und liess in einer Entfernung von 10—20 cm eine Gasflamme brennen; auch hier wurde die Figur polarisirt, die Randlinie entstand an der von der Flamme entfernteren Seite, und nach derselben Richtung (also nach der kälteren Seite hin) lag die Spitze der Figur, wenn das Öl etwas leichter als die Flüssigkeit war, und umgekehrt bei schwererem Öl.

Die Emulsionsfiguren sind für den polarisirenden Einfluss der Temperaturdifferenz so empfindlich, dass es selbst in einem grossen geheizten Saal, wenn es draussen ziemlich kalt ist, oft schwer hält, einen Ort zu finden, wo selbst unter einem Recipienten die Figur ganz konzentrisch sich ausbilden kann; selbst 3—4 m vom warmen Ofen entfernt, tritt noch eine geringe Polarisation oder Verschiebung der Figur ein, so dass die Achse derselben jederzeit nach dem Ofen hingekehrt ist. Aus demselben Grunde entstehen auch an einem geschlossenen, nicht sonnigen Fenster fast immer polarisirte Figuren (im Februar, März, April) mit der Randlinie und der Spitze dem Fenster zugekehrt, weil eben ganz gewöhnlich der Fensterrand des Tellers eine niedrigere Temperatur als der dem Zimmer zugekehrte annimmt. Dabei zeigt sich die Empfindlichkeit der Emulsion für den polarisirenden Einfluss der Temperaturdifferenz oft noch an einer Erscheinung, die auch bei den Zoosporen auftritt und bisher übersehen wurde. Sind nämlich die Wände des Gebäudes in Folge kalter Witterung hinreichend abgekühlt, so üben sie auf die Achsenlage der polarisirten Figur einen auffallenden Einfluss aus. Stellt man nämlich zwei gleiche Teller mit gleicher Emulsion an ein Fenster, so dass zwischen beiden das Fensterkreuz steht, die Mauer des Fensters dem linken Teller links, dem rechten rechts liegt, so weist die Achse der Emulsionsfigur im linken Teller nach links, im rechten nach rechts hinaus; die ent-

sprechende Lage besitzt der Mittelpunkt der Randlinien; es wurde schon erwähnt, dass dies auch bei der von Zoosporen gebildeten Randlinie der Fall ist, eine Ersehung, die schon an sich deutlich zeigt, dass die Gruppierungen der Zoosporen wenigstens nicht allein durch die Lichtrichtung bestimmt werden.

Da man mit gewöhnlichen Thermometern vergeblich versuchen würde, die geringe Temperaturdifferenz zwischen Fensterrand und Zimmerrand eines auf der Fensterbrüstung stehenden Tellers zu konstatiren, so war ich anfangs in der That zweifelhaft, ob nicht die Lichtstrahlen als solehe einen Einfluss auf die Polarisation der Figur geltend machen, wodurch ja der Einfluss der Temperaturdifferenz nicht ausgeschlossen wäre. Allein die Beachtung einer anderen Thatsache scheint mir diese Annahme ganz überflüssig zu machen. Stellt man auf einen mit Wasser bedeckten Teller eine Glasglocke, in welcher sich nun Wasserdampf entwickelt, so schlägt sich bald ein Theil desselben an der Glockenwand als Thau nieder. Ist das Fenster, auf dessen Brüstung die Vorrichtung steht, nicht von der Sonne beschienen, so erfolgt diese Thaubildung allein oder am stärksten auf der Fensterseite der Glocke, ein Beweis, dass diese kälter ist als die dem Zimmer zugekehrte Seite. Ist dagegen die Glocke den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt, so bildet sich der Wasserbesehlage auf der dem Zimmer zugekehrten Wand der Glocke.

Bei allen bisher gemachten Angaben habe ich den Fall einstweilen ausser Acht gelassen, wo der die Emulsion enthaltende Teller an einem Fenster steht, welches von direkten Sonnenstrahlen getroffen wird. Sind diese nur wenig intensiv, die Temperaturdifferenz zwischen Zimmer und äusserer Luft (z. B. im Februar und März) aber beträchtlich, so können auch in diesem Fall die gewöhnlichen Emulsionsfiguren sich bilden, mit der Spitze und der Randlinie nach dem Fenster hin, wenn das Oel leichter ist. — Ganz anders wird die Sache, wenn kräftiges, warmes Sonnenlicht die Emulsion auf dem Teller trifft. Es tritt eine lebhaftere Bewegung ein, Tupfen und Netze bilden sich und verschwinden wieder, ohne dass es zur Bildung einer polarisirten oder konzentrischen Figur käme; nach einiger Zeit sammelt sich das Oel in grösseren Massen mehr oder weniger unregelmässig an. Giesst man auf einen von intensiven Sonnenstrahlen getroffenen Teller eine Emulsion und bedeckt man die eine Hälfte des Tellers mit einem Brett, so verschwindet binnen einigen Minuten das Oel aus dem beleuchteten Theil der Flüssigkeit, um sich in dem vom Brett beschatteten zu sammeln und daselbst Tupfen, Netze oder polarisirte, streifige Figuren zu bilden; oft ist diese Sonderung so scharf, dass die Grenzlinie von Licht und Schatten in der Flüssigkeit auch die Grenze zwischen den farblosen und rothen (ölhaltigen) Theil der Flüssigkeit bildet. Dieser Erfolg tritt immer ein, mag das Brett die vordere oder hintere, die rechte oder linke Hälfte des Tellers beschatten. Famintzin hat l. c. p. 77 ganz ähnliche Versuche mit *Euglena* und *Chlamydomonas* beschrieben und gleiche Resultate erhalten; aus ihnen jedoch ge-

folgt, dass die Zoosporen das Licht mittlerer Intensität aufsuchen, indem sie das intensive Sonnenlicht ebenso wie tiefere Finsterniss fliehen. Da sich die Oeltropfen aber genau wie die Zoosporen verhalten, so müsste man, wenn Famintzin recht hätte, seine Folgerung auch auf sie anwenden. Allein, nach dem, was bereits über die Wirkung der Temperaturdifferenz gesagt wurde, zieht sich das Oel ebenso wie die Zoosporen deshalb unter das Brett zurück, weil an der von der Sonne getroffenen Stelle eine stärkere Erwärmung eintritt; auch hier sammelt sich das Oel an der kälteren Seite, an der von dem Brett beschatteten. Uebrigens tritt auch hier wieder die grosse Empfindlichkeit der Emulsion für kleine Temperaturdifferenzen hervor. Lässt man einen damit gefüllten Teller am sonnigen Fenster so stehen, dass der Schatten des Fensterkreuzes langsam darüber hinzieht, so bemerkt man oft, wie sich die Oeltropfen in diesem Schatten sammeln und mit ihm zugleich über den Teller hinwandern. — Wird eine grosse Glasscheibe zur Hälfte mit schwarzem Papier beklebt und dann der Teller damit so zugedeckt, dass die eine Hälfte der Flüssigkeit beschattet, die andere vom Sonnenlicht getroffen wird; so tritt eine Anordnung des Oels ein, ähnlich wie wenn die eine Hälfte mit einem Brett bedeckt wurde. Auch dies zeigt meiner Ansicht nach, dass die Empfindlichkeit der Emulsion für Temperaturdifferenzen sehr gross ist. Ich habe aber Ursache zu glauben, dass algenhaltiges Wasser in dieser Beziehung ein noch viel feineres Reagens ist.

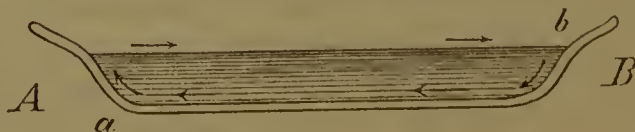
Alles bisher Mitgetheilte dürfte beweisen, dass die Gruppierungen der Oeltropfen meiner Emulsionen durch Wasserströmungen entstehen, welche ihrerseits durch Temperaturdifferenzen ihrer Richtung nach bestimmt (polarisirt) werden. Die überall hervortretende Uebereinstimmung des Verhaltens algenhaltigen Wassers mit der Emulsion, lässt schon jetzt kaum einen Zweifel, dass die Ursachen der Erscheinungen in beiden Fällen dieselben sind. Bevor ich jedoch dazu übergehe, noch weitere Beweise dafür beizubringen, will ich zu zeigen versuchen, welcher Art die Strömungen sind und wie aus ihnen die Randansammlungen und Figuren hervorgehen. Ich halte mich dabei zunächst an die Emulsion, um später zu zeigen, dass alles hier geltende auch auf die Zoosporen sich übertragen lässt.

Betrachten wir zuerst die Entstehung der konzentrischen Figuren wie No. 3 und 6. Hier sind drei Ursachen entsprechender Strömungen denkbar: erstens werden zunächst durch das Eingiessen der Flüssigkeit in den Teller ganz unregelmässige Strömungen eingeleitet, die aber, indem sie immer wieder an den Rändern anprallen, endlich in stehende Wellen übergehen werden, welche vom Centrum zum Umfang und umgekehrt sich bewegen; während diese Bewegungen bald zur Ruhe kommen, beginnt zweitens an der Oberfläche die Verdunstung der Flüssigkeit; diese bewirkt Abkühlung der obersten Schicht, die nun hinunter sinkt, während wärmere Schichten von unten aufsteigen; auf diese Weise können zahlreiche vertikale Rotationen



entstehen, die sich durch Bildung von Tupfen und Netzen geltend machen, oder es bildet sich in der Mitte des Tellers ein aufsteigender an dem Umfang ein absteigender Strom oder umgekehrt. — Wenn drittens die Flüssigkeit nicht ganz genau die Temperatur der Umgebung besitzt, wird vom Tellerumfang vom Boden aus eine Erwärmung oder Abkühlung beginnen, die auf- und absteigende Ströme hervorruft, welche ebenfalls in radialer Richtung oder konzentrisch mit dem Umfang wirken können. Aehnlich wie bei der Entstehung der Klangfiguren theilt sich die Flüssigkeitsschicht in mehrere Partien, in deren jeder eine vertikale auf- und absteigende Bewegung stattfindet; an den Grenzen je zweier Partien treffen oben und unten entgegengesetzte Bewegungen aufeinander, um dann gleichlaufend nebeneinander auf oder abzustiegen; an solchen Stellen werden die Oeltropfen sich sammeln und je nach dem dieselben leichter oder schwerer als die Flüssigkeit sind, werden sie endlich auf der Oberfläche oder am Grund zur Ruhe kommen. Es ist leicht ersichtlich, dass bei diesen Vorgängen sehr unbedeutende und unmerkliche Einflüsse bestimmend auf die Form der Figur einwirken können.

Bei der Erklärung der polarisirten Figuren hat man im Auge zu behalten, dass sie nur dann entstehen, wenn zwei entgegengesetzte Punkte des Tellerumfanges vorhanden sind, welche bezüglich der Abkühlung oder Erwärmung Maxima darstellen. So wären die mit  $-$  bezeichneten Punkte in No. 1, 2, 4, 5 die Stellen stärkster Abkühlung oder doch schwächster Erwärmung, die mit  $+$  bezeichneten, die Orte stärkster Erwärmung. Dazwischen liegen nun rechts und links Punkte des Umfanges, deren Erwärmung von  $+$  nach  $-$  hin stetig abnimmt; gleichartige Punkte sind in der rechten und linken Hälfte symmetrisch vertheilt. — Gleich nach dem Eingiessen der Flüssigkeit in den Teller werden sich die schon bei den konzentrischen Figuren genannten Einflüsse geltend machen, die zunächst zur Bildung von Tupfen und Netzen führen; ist aber die Temperaturdifferenz der beiden Wärme-Pole des Tellers hinreichend gross, so wird ausser jenen partiellen Strömungen eine Hauptströmung beginnen, die endlich alle anderen überwiegt, die Tupfen und Netze zerstört und die Bildung einer Randlinie und einer unmittelbaren polarisirten Figur bewirkt. Diese Hauptströmung wird mit grösster Intensität zwischen den Wärmepolen  $+$  und  $-$  stattfinden; mit immer abnehmender Intensität werden aber auch von allen rechts und links liegenden Punkten zwischen  $+$  und  $-$  aus Strömungen stattfinden, die schief nach  $-$  hingerrichtet sind, und von rechts und links herkommend in der Mittellinie (Linie von  $+$  nach  $-$ ) aufeinander treffen.



Zur weiteren Versinnlichung mag der hier beistehende Holzschnitt dienen. Er stellt den senkrechten Durchschnitt AB eines mit Emulsion gefüllten Tellers dar und zwar so, dass die beiden Wärmepole  $+$  und  $-$  in den Schnitt fallen. Findet nun bei *A* Erwärmung oder bei *B* Abkühlung oder beides gleichzeitig statt, so wird die bei *A* erwärmte Flüssigkeit am Rande emporsteigen, in Richtung der Pfeile nach *B* hinüberfliessen, dort abwärts sinken und am Boden des Tellers wieder zurück nach *A* gehen. Diese rotirende Strömung ist deutlich zu sehen, wenn der Teller bei *A* auf einem sehr warmen Körper (von etwa  $60^{\circ}$  C.) steht; in diesem Fall ist die Strömung sehr rasch und man sieht die Oeltropfen sehr deutlich an der Oberfläche von *A* nach *B*, am Grunde von *B* nach *A* hinschwimmen, bei *A* aufsteigen, bei *B* absteigen. Wie von *A* aus wird aber auch von jedem Punkte des Umfanges aus links und rechts eine ähnliche Strömung nach dem Punkt *B* hin stattfinden; die fächerartige, nach *B* hin zugespitzte Figur ist der Ausdruck dieser von rechts und links herkommenden Seitenströme, die hier schief aufeinander treffen und indem sie an Stosskraft verlieren, hier bei *b* die leichten Oeltropfen zur Ruhe kommen lassen; ist aber das Oel schwerer als die Flüssigkeit, so sinkt es an diesen Stellen hinab, wird am Grunde der Flüssigkeit mit den rückkehrenden Strömen zurückgeführt, um dort bei *a* liegen zu bleiben, wo diese wieder am Rande emporsteigen. Es leuchtet ein, dass eine der vorigen ähnliche Figur am Grunde entstehen muss, deren Spitze aber dem wärmeren Pole des Tellers zugekehrt ist.

Gewöhnlich erst, nachdem die polarisirte Figur entstanden ist, beginnt die Randlinie an dem kälteren Tellerrand sich zu bilden und wenn nach längerer Zeit die Figur selbst verschwindet, so bleibt diese Randlinie allein als Endresultat aller Bewegungen übrig. Ist das Oel schwerer als die Flüssigkeit, so entsteht die Randlinie am Grunde und zwar am wärmeren Rande, meist jedoch nicht als schmale Linie, sondern als breite Wolke. Bei der Bildung der Randlinie kommt das in unserem Holzschnitt dargestellte Verhalten endlich am reinsten zum Ausdruck. Die rotirende Bewegung der Flüssigkeit schweift endlich alle Oeltropfen, wenn sie leichter sind, bis an den kälteren Rand; weil hier die Flüssigkeit abwärts biegt, die Tropfen aber eine Tendenz nach oben haben, bleiben sie endlich alle hier an der Oberfläche liegen. Haben die Tropfen dagegen eine schwache Tendenz nach unten, d. h. ist ihr specifisches Gewicht grösser als das der Flüssigkeit, so werden sie schliesslich alle da liegen bleiben, wo die letztere immer wieder emporsteigt, d. h. am Grund der wärmsten Stelle des Tellers bei *a*.

Schliesslich ist noch ausdrücklich zu erwähnen, dass alle diese Erscheinungen überhaupt nicht eintreten, wenn das Oel viel leichter oder viel schwerer als die Flüssigkeit ist; in diesen Fällen steigen die Tropfen rasch empor oder sie sinken sofort auf den Grund und die schwachen Strömungen

haben nicht die nöthige Stosskraft, die an der Oberfläche oder am Grund haftenden Tropfen in Bewegung zu setzen.

Ich will nun zunächst noch eine Reihe von Beobachtungen mittheilen, die ich, von den oben eröffneten Gesichtspunkten ausgehend, an Zoosporen verschiedener Art im März und April 1876 gemacht habe.

Bei seiner Anwesenheit in Würzburg theilte mir Herr Dr. Rostafinski mit, dass die Mikrosporen von *Haematococcus pluvialis* sich am Fensterrande, die Makrosporen dagegen am Zimmerrande des Gefässes ansammeln, wenn dieses am Fenster steht. Ich konnte ihm nach meinen Erfahrungen an Emulsionen sofort erwiedern, dass dies aus physikalischen Gründen so sein müsse und auf meinen Wunsch hatte er die Gefälligkeit, mir kurze Zeit darauf eine reiche Sendung von auf Papier eingetrockneten *Haematococcus* aus Krakau zu übermitteln. Dieses Material wurde in verschiedene Portionen getheilt und in den letzten Tagen des März durch Uebergiessen mit Regenwasser das Ausschwärmen bewirkt, was in reichem Maasse erfolgte.

Nachdem in dem einen Falle das Material am Abend auf einem am Nordfenster offen stehenden Teller überschwemmt worden war, fand ich am nächsten Morgen die von Rostafinski bezeichnute Thatsache in prägnantester Form: der Fensterrand der Flüssigkeit war von einer feinen aber sehr deutlichen, rothen Randlinie eingesäumt, die ganz aus Mikrosporen bestehend der Oberfläche des Wassers angehörte; am Zimmerrand des Tellers und zwar auf dem Grunde der Flüssigkeit lag dagegen eine breite Wolke, die ich ganz aus Makrosporen bestehend fand. Mikro- wie Makrosporen waren in lebhafter Bewegung. Jene verhielten sich also wie leichtere, diese wie schwerere Oeltropfen einer Emulsion. Dieselbe Thatsache habe ich dann wiederholt beobachtet. Als aber die aus den verschiedenen Portionen des Materials entwickelten Zoosporen zur Ruhe kamen, fand ich sie dann immer am Zimmerrande, Makro- und Mikrosporen gemengt, am Grunde angesammelt. Die Mikrosporen, vorher gestreckt, hatten sich abgerundet und wahrscheinlich durch Assimilation ihr specifisches Gewicht gesteigert.

Eine andere Portion des Materials war ebenso am Nachmittag vorbereitet, der Teller jedoch mit einem Pappendeckelrecipienten überdeckt worden. Das Ganze stand auf der Brüstung eines Nordfensters, die Nacht war kalt und der Ofen des Zimmers von 6 Uhr morgens ab stark geheizt. Um 8 Uhr morgens wurde der Recipient abgenommen und sofort die Sachlage konstatirt; genau wie bei dem offenen Teller, war auch hier eine schöne Randlinie an der Fensterseite oberflächlich vorhanden; sie bestand ganz aus Mikrosporen; die Makrosporen hatten sich auch diesmal am Zimmerrande als breite Wolke am Grund des Wassers angesammelt. Also auch hier genau der Erfolg wie bei einer Emulsion unter gleichen Temperaturverhältnissen. Es ist vielleicht nicht überflüssig zu erwähnen, dass keiner der bisherigen



Beobachter den Versuch gemacht hat, das die Zoosporen enthaltende Gefäss gänzlich zu verdunkeln, wie es in diesem Fall von mir geschah. Dieser Versuch allein genügt, zu zeigen, dass die Ansammlung am Fensterrande wie am Zimmerrande nicht vom Licht bewirkt wird. Dass die Temperaturdifferenz die Ursache war, wird nach allem bisher Gesagten kaum noch eines Beweises bedürfen; glücklicherweise war diese zur entscheidenden Zeit des Versuchs eine so beträchtliche, dass sie trotz der Ueberdeckung des Recipienten auf das Wasser einwirken konnte.

Derselbe Teller wurde nun auf einen Tisch mitten im Zimmer gestellt, das Wasser sorgfältig umgerührt und nun mit dem Recipienten bedeckt. Bei dem Abheben desselben zwei Stunden später fand ich eine konzentrische Anordnung; die Makrosporen bildeten in unter sich gleichen Entfernungen am Rande hinablaufende strahlig verlängerte Ansammlungen; die Mikrosporen dagegen einen wolkigen näher der Oberfläche schwebenden Stern von sechs nach aussen verzweigten Strahlen, deren Mittelpunkt mit dem des Tellers zusammenfiel. Man bemerkt, dass auch dieser Erfolg vollkommen meiner bisher entwickelten Theorie entspricht; dasselbe gilt von noch einigen anderen Versuchen mit *Hacmatococcus*, die jedoch nichts wesentlich Neues bieten.

Während des Aprils gab ich mir viel Mühe, andere Zoosporen verschiedener Art aufzufinden, doch im Ganzen mit geringem Glück. Da sich bis gegen Ende des Monats günstiges Material im Freien nicht vorfand, suchte ich auf verschiedene Art, durch Abspülen ergrünter Blumentöpfe u. dgl. solches zu gewinnen; in einigen Fällen gelang dies, besonders aber, als ich das Moos, welches einen Topf mit *Dionäa* umgab, herausnahm, und in Regenwasser wiederholt ausspülte; es zeigte sich, dass eine ziemlich beträchtliche Menge von *Chlamydomonas* in dem Wasser zurückblieb. Am 14. April wurde ein damit gefüllter Teller auf die Brüstung des Nordfensters gestellt und mit einem Pappendeckelrecipienten überdeckt; die Nacht war kalt und der Ofen stark geheizt; bei dem Abheben des Recipienten sah ich sofort eine schöne grüne Randlinie an der Fensterscite so deutlich, als ob der Teller offen gestanden hätte. — Ein anderer mit derselben Flüssigkeit gefüllter Teller war Abends ziemlich nahe dem Ofen mit einem Recipienten bedeckt worden, bei dessen Abheben am Morgen eine grüne Randlinie auf der dem Ofen abgekehrten Seite lag. Nachdem das Wasser dieser beiden Teller mit den Zoosporen wieder gut gemischt war, wurden sie wie früher die Emulsionen mit entgegengesetzten Punkten ihres Bodens auf Wassergefässe gestellt, deren je eines erwärmt, das andere kalt war. Genau derselbe Erfolg wie bei der Emulsion trat ein, die grüne oberflächliche Randlinie bildete sich auf der kälteren Seite.

Besonders schlagend war der Erfolg dieses letzteren Versuchs mit Wasser, in welchem ich über Nacht eine grosse Masse von schwimmenden

Konferven verschiedener Art hatte liegen lassen; es hatten sich Zoosporen entwickelt; die Konferven wurden entfernt, das Wasser durchgeseiht, und der damit gefüllte Teller so auf die Wassergefässe gestellt, dass das Licht eines etwa 2 Meter entfernten Fensters quer zur Verbindungslinie der beiden Gefässe einfiel; dennoch bildete sich die grüne Randlinie auf der kalten Seite, um  $90^\circ$  von der Einfallsrichtung des Lichtes abgewendet.

Man bemerkt, dass in allen bisher beschriebenen Fällen keine Ausnahme von der Uebereinstimmung zwischen Zoosporen und Emulsion eintrat.

Erst in den letzten Tagen des April gelang es mir, nach langem Suchen, durch die Hilfe meines Assistenten, Herrn Dr. Müller, auch *Euglena viridis*, gemengt mit *Chlamydomonas* in beträchtlicher Menge zu erlangen; Objekte an denen Famintzin seine genannte Untersuchung gemacht hatte. Diese Organismen bildeten auf der Mistpfütze, der sie entnommen wurden, eine dichte dunkelgrüne Haut; durch das Einsammeln und den Transport wurde diese Anordnung natürlich aufgehoben und eine gleichmässig dunkelgrün gefärbte Flüssigkeit erhalten, die als solche über Nacht offen am Fenster stehend sehr dicht gedrängte dunkelgrüne Tupfen bildete; die Organismen waren aber so dicht gedrängt, dass bei den weiteren Versuchen eine beträchtliche Verdünnung mit Regenwasser vorgenommen wurde. Dadurch wurde die natürliche Flüssigkeit (Mistjauche) specifisch leichter und diesem Umstand ist es offenbar zuzuschreiben, dass die Mehrzahl der Euglenen nun mehr eine Tendenz zum langsamen Hinabsinken zeigte, während andere derselben, sowie die *Chlamydomonas* auch jetzt noch nach oben strebten und sich wie gewöhnliche Schwärmsporen verhielten.

Mit diesem mir in grosser Masse zur Verfügung stehenden Material habe ich nun alle bereits beschriebenen Versuche wiederholt und zwar mit demselben Ergebniss; so dass ich hier nur auf einige Eigenthümlichkeiten dieses Materials hinzuweisen brauche.

Sehr auffallend war die ausserordentliche Neigung dieser Flüssigkeit, Tupfen, prachtvolle Netze und strahlige Figuren der mannigfaltigsten Form zu bilden, unter denen die auf unserer Tafel dargestellten oft ganz genau vertreten waren. Bildete sich am kälteren Rande eine feine Randlinie, so bestand diese fast ganz aus *Chlamydomonas*, mit nur wenigen beigemengten Euglenen. — Besonders hervorheben möchte ich ferner, dass auch hier die Randlinie und die Spitze der polarisirten Figur auf der Fensterseite des Tellers lag, auch wenn dieser mit einem undurchsichtigen Recipienten bedeckt, jedoch die Temperaturdifferenz der äusseren Luft und des geheizten Zimmers eine hinreichend grosse war. — Ein besonders schlagendes Resultat ergab folgender Versuch: Man denke sich, dass der Teller unserer Fig. 5. 4 mit dem Punkte — auf einem kalten, mit dem Punkte + auf einem warmen Wassergefäss steht, dass ferner der ganze Teller mit einer Glasscheibe be-

deckt ist, deren Hälfte bei — mit schwarzem Papier beklebt ist; endlich das Ganze mit der wärmeren Seite (+) dem etwa 1 Meter entfernten Fenster zugekehrt. Die unter solchen Verhältnissen entstandene Figur hatte eine grosse Aehnlichkeit mit unserer No. 4, deren Spitze also dem kalten Pol zugekehrt war, obgleich auf dieser Seite die Flüssigkeit im Schatten des Papiers lag, die Seite + dagegen vom Fenster erleuchtet wurde; bei einem einfach hingestellten Teller wäre die Lage der Figur genau die entgegengesetzte gewesen.

Da Cohn (l. c.) die Angabe macht, derartige „Organismen werden am stärksten von den blauen Lichtstrahlen angezogen, während die rothen sich wie totale Finsterniss verhalten“, so nahm ich diese Gelegenheit wahr, einige Versuche zu machen, um mich über die etwaige Begründung dieser Angabe zu belehren. Es wurden dazu zwei kubische Kästen von Eisenblech benutzt, deren dem Fenster zugekehrte Wand von einer Cüvette gebildet wird, die im einen Falle mit der Lösung von Kupferoxydammoniak, im anderen mit der von doppelt chromsaurem Kali gefüllt ist; durch eine auf der Zimmerseite des Kastens befindliche Thür konnte der Teller hineingestellt werden. — Während der Versuchsstunden am Vormittag war der Himmel ein wenig trüb; es fiel nur diffuses Licht durch die Cüvetten auf die Teller. Doch konnten im Ganzen nur zwei Versuche gemacht werden, die aber ganz gleiche Ergebnisse lieferten: im blauen Licht eine scharfe Randlinie auf der Fensterseite, die Oberfläche der ganzen Flüssigkeit hellgrün; im gelben Licht ebenfalls scharfe Randlinie am Fenster, auf der Fläche der Flüssigkeit grüne Streifen vom Zimmer nach dem Fenster hin. Die polarisirende Wirkung war also betreffs der Randlinie die gleiche; die Streifen im gelben Licht beweisen aber, dass hier die Bewegung langsamer und weniger energisch statt fand. Zwei abgegliche Thermometer zeigten im Innern der beiden Kästen eine Lufttemperatur von  $16,2^{\circ}$  C.; die Flüssigkeit aber, welche das gelbe Licht durchliess, zeigte  $15,5^{\circ}$  C., die blaue nur  $15,0^{\circ}$  C. Die Temperaturdifferenz zwischen der gelben Flüssigkeit und der Luft war also =  $0,7^{\circ}$  C., die zwischen der blauen und der Luft =  $1,2^{\circ}$  C. Dies entspricht der von mir bisher bewiesenen Theorie, dass die Polarisation der Algenfiguren wie die der Emulsionsfiguren durch Temperaturdifferenzen, nicht durch Licht bewirkt wird; ein ähnliches Ergebniss hatte ich bereits früher mit der Oel-emulsion unter ähnlichen Bedingungen erzielt.

In einen ausgehöhlten Steinblock, der grünen Anflug zeigte, hatte ich seit einigen Wochen wiederholt Regenwasser giessen lassen. Endlich am 30. April bemerkte ich, dass das Wasser schwach gelblich grün gefärbt war. Ein Teller voll davon mitten im Zimmer aufgestellt, liess bald eine schön strahlige konzentrische Figur erkennen, die sich gänzlich als aus Chlamydomonas bestehend erwies. Am 1. Mai stellte ich einen Teller voll dieses Wassers auf die Brüstung eines ganz geöffneten Nordfensters; aber so, dass



der Teller auf einer in einer grossen Zinkschale enthaltenen Sandschicht stand, in diese letztere wurde nun der untere Rand eines undurchsichtigen Pappendeckelrecipienten eingesenkt und so das algenhaltige Wasser gänzlich verdunkelt. Dicht daneben ist ein ebenso eingerichteter Teller mit gewöhnlichem Wasser, über welches eine hohe Glasglocke gestülpt war; diese sammt dem Teller ebenfalls mit einem Pappendeckelrecipienten bedeckt. Diese Glocke sollte durch die Thaubildung auf der einen oder andern Seite als Differentialthermometer dienen; denn es war unentschieden, ob die Luft im Zimmer oder draussen wärmer sei. Der Erfolg wurde tagsüber mehrfach geprüft; jedesmal unmittelbar nach dem Abheben des Recipienten fand ich eine strahlige Figur in Algenwasser, deren Spitze nach dem Zimmer hin gerichtet war; ein Zeichen, dass auf der Fensterseite stärkere Erwärmung stattfand; dies wurde aber auch durch die Thaubildung in der Glasglocke bestätigt, die nur auf der Zimmerseite beschlagen war.

Wenn ich es nun versuche, meine Ergebnisse mit den vorliegenden Angaben Anderer zu vergleichen, so finde ich, dass in allen Fällen, wo dieselben die Nebenumstände hinreichend genau angeben, meine Theorie vollkommen bestätigt wird; während anderseits der Uebelstand hervortritt, dass die bisherigen Beobachter gerade deshalb häufig die Bedingungen ihrer Resultate nicht im Einzelnen angeben, weil sie überzeugt sind, das Licht überhaupt, und insbesondere seine Richtung, Intensität und Brechbarkeit beeinflussen die Bewegung der Zoosporen. Vor allem ist häufig nicht klar, ob von diffusum Tageslicht oder vom direkten Sonnenlicht die Rede ist, was um so schwerer in's Gewicht fällt, als direktes Sonnenlicht gleichzeitig stark erwärmend wirkt und auf diese Art gerade entgegengesetzt wirken kann, wie ein von diffusum Licht getroffenes Fenster, welches gewöhnlich (nicht immer) kälter ist, als der Innenraum des Zimmers. — Auch das Verhalten der Zoosporen in einem Wassertropfen auf dem Objektträger lässt sich, wie schon Nägeli fand, schwer beurtheilen; nicht nur die Vertheilung des Lichts und der Wärme macht hier Schwierigkeiten, auch die Adhäsion zwischen Wasser und Glas, zwischen Zoosporen und jenen beiden stört den Effekt.

Noch ein Punkt ist mir bei Durchsicht der Litteratur unklar geblieben. Verschiedene Beobachter erwähnen zwar dass gewisse Zoosporen sich am Fensterande ansammeln (wonach man sie als positiv und negativ heliotropisch unterschied); ich vermisste aber überall die Beachtung der so auffallenden und theoretisch so wichtigen Thatsache, dass die Randlinie der Fensterseite des Gefässes der Oberfläche der Flüssigkeit angehört, während die Ansammlung am Zimmerrande (überhaupt am wärmeren Rande) auf dem Grunde des Wassers sich vorfindet.

Der schwierigste Punkt, auf den ich in der Litteratur gestossen bin, ist die Angabe Dodds, dass die Makrosporen von *Ulothrix zonata* (bot.

Zeitg. 1876 p. 181 ff.) auf einem im Zimmer stehenden Teller nach der Fensterseite, also (im Winter) doch wohl nach der kälteren hinwandern, während sie anderseits einer Petroleumlampe zustreben, wo doch der der Lampe nähere Rand gewiss der wärmere ist. Ich vermisste in Dodels Angaben eine Aeusserung darüber, ob die grünen Wolken an der Oberfläche oder am Grunde des Wassers sich sammelten. — Da es sich hier um die einzige, meiner Theorie ganz direkt widersprechende Angabe handelt, unterliess ich nicht, mir aus Zürich und einem anderen Theil der Schweiz *Ulothrix* schicken zu lassen. Trotz der sorgfältigsten Behandlung kamen die Sendungen jedoch in unbrauchbarem Zustande an und alle Belebungsversuche schlugen fehl. So bleibt die Frage denen zur Entscheidung überlassen, welche über lebende *Ulothrix* verfügen.

Dagegen bin ich in der glücklichen Lage, durch meine Theorie der Zoosporenansammlungen gewisse Erscheinungen ganz einfach und ungezwungen zu erklären, welche bisher ganz unerklärt da standen.

Vor allem die alte, schon von Treviranus und Nägeli besprochene Erscheinung, dass Schwärmsporen, welche dem Licht entgegenschwimmen, sich am Fensterrande des Gefässes auch dann ansammeln, wenn dieser selbst die Wasseroberfläche beschattet. Wäre das Licht das die Bewegung veranlassende Agens, so müssten die Schwärmsporen am Rande des Schattens still halten; sie durchschwimmen aber den Schatten um bis zum Rande des Gefässes zu gelangen. Nach meiner Theorie besteht hier aber gar keine Schwierigkeit; denn die Zoosporen werden zu ihrer betreffenden Wanderung gar nicht vom Licht veranlasst, sondern von einer Wasserströmung fortgeführt, welche durch die Temperaturdifferenz der Fenster- und Zimmerseite des Gefässes veranlasst ist.

Famintzin (l. c. p. 75) experimentirte mit *Chlamydomonas pulvisculus* und *Euglena viridis*, welche in einer Pfütze lebten, deren Wasser so salzreich war, dass es sich in den Tassen an der Oberfläche mit Krystallen bedeckte. In dieser Flüssigkeit belassen, sammelten sich die Organismen an der Oberfläche längs dem Fensterrande. In Newa-Wasser suspendirt bedeckten sie (p. 76) überall gleichmässig den Boden und die Wände der Untertassen als grüne Schicht. — Nun ist es ganz klar, dass die ursprüngliche, salzreiche Flüssigkeit ein beträchtlich grösseres specifisches Gewicht besass, als das Newa-Wasser; in jener schwammen die Organismen, in diesem sanken sie unter; in jenem wurden sie von der Strömung nach dem kälteren Rande hingetragen, in diesem blieben sie unbewegt, weil sie selbst viel schwerer waren als das Newa-Wasser und einfach auf den Grund hinabsanken. Famintzin fährt aber fort: „wenige (der letzteren) nur gerathen in Bewegung, steigen gegen die Oberfläche des Wassers und gruppiren sich in zwei gegenüberliegenden grünen Streifen, deren einer längs der dem Fenster

nächsten, der andere längs der entgegengesetzten Wand der Untertasse sich ansetzt.“

Mir ist dieses, auch von mir an denselben Organismen beobachtete Verhalten ganz erklärlich. Die specifisch schwersten Individuen sinken einfach zu Boden; die specifisch leichtesten sammeln sich an der Oberfläche des kälteren Randes (am Fenster) und solche Individuen, welche nur sehr wenig schwerer sind als das Wasser, streben langsam zu sinken und werden am Grunde des Zimmerrandes angesammelt, wobei sie nicht gerade fest auf dem Grunde zu liegen brauchen, sondern eine von einer oberen Wasserschicht bedeckte Wolke bilden. Dass diese Differenzen des specifischen Gewichts im Aussehen der gleichartigen Organismen nichts ändern, davon habe ich mich überzeugt und auch Famintzin giebt (p. 77) an, dass er kein mikroskopisches Kennzeichen auffinden konnte, „durch welches das verschiedene Verhalten des Organismus gegen das Licht charakterisirt wäre.“

Würzburg, den 3. Mai 1876.

---



ZWEITE ABTHEILUNG.

---

ÜBER

LICHT-WIRKUNGEN

AN

PFLANZEN.

---



## VII.

### Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile<sup>1)</sup>.

1860.

(Aus dem 43. Bd. der Sitzungsber. der Kais. Akademie der Wiss. in Wien; 6. Dezbr. 1860.)

Die Untersuchungen, über welche ich hier einstweilen einen vorläufigen und möglichst gedrängten Bericht zu geben mir erlaube, verfolgen den Zweck, festzustellen, wie tief das Licht, sowohl das direkte Sonnenlicht als das von Wolken und von der Atmosphäre reflektirte, in die Theile der lebenden Pflanzen eindringt und ferner, welche Veränderungen dabei das eindringende Licht in Bezug auf seine verschieden brechbaren und verschieden wirksamen Elemente erfährt; es soll gezeigt werden, wie tief das Licht überhaupt noch mit sichtbarer, dem Auge wahrnehmbarer Stärke in die Zellengewebe vordringt, wie tief die chemischen, violetten, blauen, grünen, gelben, orangen und rothen Strahlen in das Innere der Pflanzen gelangen, um aus der Kenntniss dieses Verhaltens Anhaltspunkte zu gewinnen, nach denen eine eingehende Beurtheilung der chemischen und mechanischen Prozesse, welche das Licht in den Pflanzen anregt, ermöglicht werden dürfte. Kein äusseres Agens wirkt so mächtig und so allseitig auf das vegetabilische Leben wie das Licht, und es liegt daher die Frage nahe, ob die Strahlen desselben nur die oberflächlichen Gewebe treffen oder ob sie auch tiefer in das Innere eindringen.

Der Grund, welcher mich zunächst auf eine Untersuchung der Durchleuchtung führte, lag in der Bemerkung, dass die im Waldesschatten wachsenden Pflanzen eine bestimmt charakterisirte Flora bilden. Wenn auch der humose Boden, die feuchte Luft, die stationäre Temperatur unter dem Laubdach eines geschlossenen Hochwaldes eine eigenthümliche Modifikation der Flora bedingen können, so schien es mir doch auch möglich, dass das

---

<sup>1)</sup> In dieser Abhandlung sind verschiedene Stellen des Originals gestrichen und einige Ausdrücke korrigirt, ohne jedoch den Gesamtcharakter der Darstellung zu verändern. Zusatz 1892.



eigenthümliche Licht im Waldesdunkel eine mitwirkende Ursache sei. Das Licht am Boden eines Hochwaldes ist offenbar nicht bloss ein vermindertes, sondern auch ein qualitativ verändertes; nur wenige Strahlen der Sonne und der erleuchteten Atmosphäre dringen unverändert bis dahin vor; der allergrösste Theil derselben gelangt erst nach vielen Reflexionen und Brechungen auf den Boden, um dort die Waldpflanzen zu beleuchten. Das durch die Blätter der Baumkronen hindurch gegangene Licht, sowie das reflektirte muss durch Absorption gewisser Strahlen in seiner Zusammensetzung gestört sein; es muss sich dem durch gewisse farbige Gläser gebrochenen ähnlich verhalten. Da es nun durch Versuche<sup>1)</sup> feststeht, dass die verschiedene qualitative Zusammensetzung des Lichtes, wie sie durch Absorption hinter gefärbten Gläsern und Lösungen erzeugt werden kann, auf die Entwicklung der Pflanzen und auf bestimmte Vegetationserscheinungen einen wesentlichen Einfluss übt, so ist die Vermuthung erlaubt, dass die eigenthümliche Zusammensetzung des Lichtes im Dunkel der Wälder eine von den bestimmenden Ursachen sei, welche das Gedeihen und Nichtgedeihen bestimmter Pflanzen unter einem dichten Laubdach bewirken; neben dem humosen Boden, der Feuchtigkeit der Luft und stetigen Temperatur dieser Orte mag die eigenthümliche Mischung des Lichtes den eigenthümlichen Habitus der Waldflora bestimmen. Eine Untersuchung über die Durchleuchtung der grünen Blätter wird zunächst zeigen, welche Strahlen im Waldesdunkel fehlen und welche vorherrschen müssen, und weitere Untersuchungen der Bedürfnisse der Pflanzen in Bezug auf die Intensität und Qualität des Lichtes werden dann zeigen, in wieweit die Charaktere der Waldflora von der Beleuchtung abhängen.

Die vorstehenden Andeutungen mögen genügen, um den Zweck klar zu machen, den ich bei der vorliegenden Untersuchung zu erreichen strebte. Die Untersuchungen sind allerdings noch nicht zahlreich genug, auch die Genauigkeit lässt noch viel zu wünschen übrig, insoferne die Instrumente, die ich dazu angewendet habe, nicht eigentlich messende sind, sondern nur Schätzungen zulassen. Wenn ich daher schon jetzt die folgenden Angaben veröffentliche, so geschieht es mehr um die Forschung in dem angegebenen Sinne anzubahnen, als sie zum Abschluss zu bringen.

Wenn es nur darauf ankommt, zu sehen, ob ein Pflanzentheil von bestimmter Dicke noch sichtbares Licht durchlässt, wenn man also bestimmen will, wie tief das Licht einer gegebenen Lichtquelle eindringt und dabei

---

<sup>1)</sup> Gardner (London, Edinburgh and Dublin ph. Magazin 1844); Guillemin (production de la chloroph. etc. ann. d. sc. 4. Serie, VII, p. 1857) und Martius (gelehrte Anzeigen von Mitgliedern der k. bayr. Akademie d. W. 1853 und bot. Zeitg. 1854, p. 30), (und meine hier folgenden Abhandlungen über die Wirkungen farbigen Lichts. Zusatz 1892.).

weiter keine Rücksicht auf seine qualitativen Aenderungen beim Durchgang durch den Pflanzentheil nimmt, so genügt der in Fig. I. im Längsschnitt dargestellte Apparat. Derselbe ist ganz aus starkem Pappdeckel gearbeitet und besteht aus zwei einander ähnlichen Röhren *A* und *B*, deren jedes an einem Ende verschlossen ist und zwar ebenfalls durch eine starke Pappscheide (*a* und *b*). Das Rohr *B* muss sich mit möglichst starker Reibung auf *A* hin- und herschieben lassen. Die beiden Deckel *a* und *b* sind so durchbohrt, dass ihre Oeffnungen genau über einander liegen. Alle Theile sind in- und auswendig mit schwarzem Papier überzogen oder besser mit schwarzer nicht glänzender Farbe überstrichen. Der Durchmesser des Rohres *A* kann ungefähr 2 Zoll betragen, seine Länge entspricht der Sehweite des beobachtenden Auges. Bei der Untersuchung wird das Objekt auf *a* gelegt, so dass es die Oeffnung desselben allseitig möglichst weit überragt, und dann *B* über *A* geschoben, so dass *k* auf das zwischen *a* und *b* liegende Objekt zu liegen kommt. Die scharfgeschnittenen Ränder von *y* und *z* müssen sich dicht an den eingeschalteten Gegenstand an-

legen und die Reibung zwischen *A* und *B* muss so gross sein, dass *a* und *b* den Gegenstand, wenn er einmal eingeklemmt ist, festhalten. Das durch *z* einfallende Licht kann alsdann nur durch das Objekt hindurch zur Oeffnung *y* gelangen, um von dort aus dem Auge in *o* sichtbar zu werden. Die punktirten Linien *kk* deuten den Umriss eines cylinderförmigen durchscheinenden Pflanzentheiles (z. B. ein so zugeschnittenes Stück Kartoffel) an. Wenn der eingeschaltete Körper sehr durchsichtig ist, und vor *z* eine sehr intensive Lichtquelle steht,

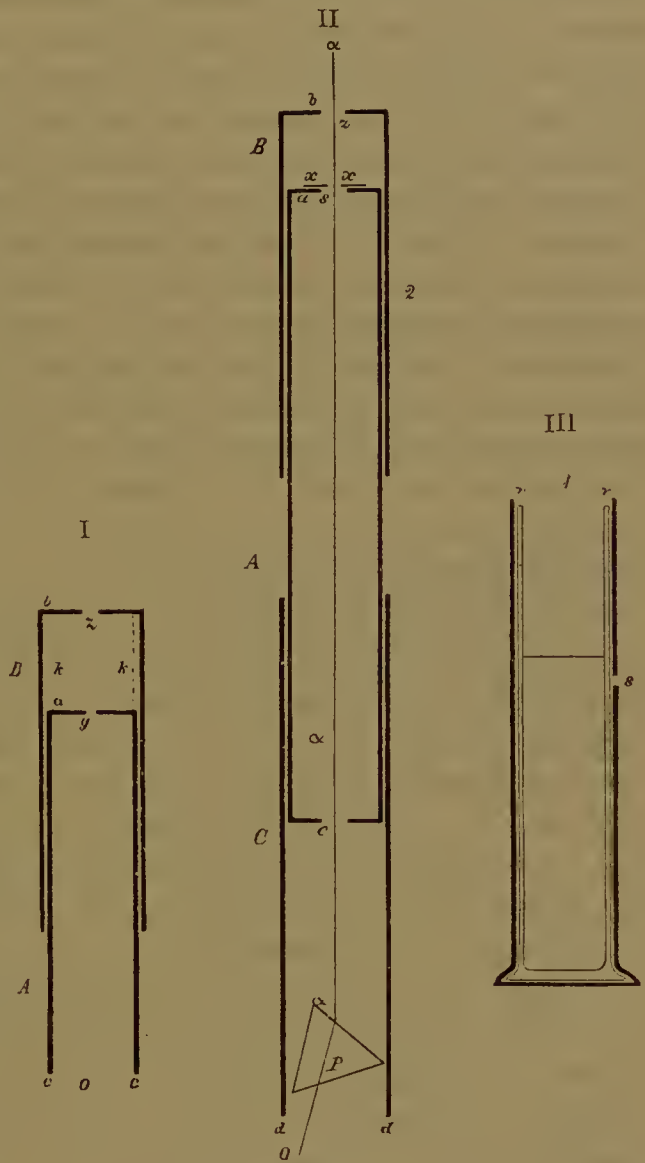


Fig. 6.

Einfache Vorrichtungen zur Beobachtung des durch Pflanzentheile hindurchgehenden Lichtes.

so genügt es, das Auge in die Gegend von  $o$  zu bringen, um in dem dunklen Raume des Rohres  $A$  die Oeffnung  $y$  als einen hellen Fleck zu erkennen. Wenn es aber darauf ankommt, eine sehr geringe, durch den eingeschalteten Körper durchgelassene Lichtmenge wahrzunehmen, so muss der Raum im Rohre  $A$  möglichst finster sein; zu diesem Zwecke schneidet man den Rand  $cc$  so zu, dass er genau auf die Umgebungen der Augenhöhle passt; es lässt sich dies so bewerkstelligen, dass der gehörig ausgeschnittene Rand  $cc$  sich auf die Augenbraunknochen, die Nasenwurzel, den Backenknochen und den äusseren Orbitalrand mit einem geringen Druck so anlegen lässt, dass die gepresste Gesichtshaut alle Spalten ausfüllt. Bei langem Beobachten, was zuweilen nöthig ist, schmerzt der kontinuierliche Druck; es ist daher zu empfehlen, den Rand  $cc$ , nachdem er gehörig zugeschnitten ist, mit einem schwarzen elastischen Wulst zu bordiren. Allerdings wird auch so der Raum in  $A$  noch nicht ganz finster, denn die Gesichtshaut ist durchscheinend und lässt ein wenig Licht rückwärts in das Rohr  $A$  hinein gelangen. Diesem Uebelstande kann man zum grossen Theil durch einen schwarzen Schirm vorbeugen, den man über  $A$  so schiebt, dass er das Gesicht bedeckt, um die Haut zu beschatten. Schaltet man zwischen  $a$  und  $b$  einen Gegenstand ein, der nur sehr wenig Licht durchlässt und drückt man den Rand  $cc$  in der angegebenen Weise auf die Umgebung der Augenhöhle, so befindet sich das Auge anfangs scheinbar in völliger Dunkelheit; zuweilen erst nach fünf Minuten bemerkt man das durch  $y$  einfallende schwache Licht, welches bei längerem Hinsehen immer heller zu werden scheint. Die anfängliche Dunkelheit rührt von der Unempfindlichkeit des Auges für geringe Lichtintensitäten her, da es durch die dauernde Wirkung des Tageslichtes abgestumpft ist. Es ist nöthig das andere Auge mit der Hand dicht zu bedecken, da das Augenlid viel Licht durchlässt und dieses den Eindruck im andern Auge stört.

Will man sehr kleine Lichtintensitäten an diaphanen Körpern erkennen, so ist es nöthig beide Augen längere Zeit zu schliessen und mit den Händen zu bedecken, dann auf das eine geschlossene Auge das Rohr aufzusetzen, während die Hand auf dem andern liegen bleibt, und nun erst das beobachtende Auge zu öffnen. Bei gegebenem eingeschaltetem Objekt hängt die Intensität des in  $y$  erscheinenden Lichtes von der Intensität der Lichtquelle und der Empfindlichkeit des Auges ab; man muss diese Umstände berücksichtigen, wenn man mehrere Objekte auf ihre relative Durchleuchtung untersucht; die Beobachtungsreihe wird dadurch vergleichbar, dass man bei jeder Beobachtung die Oeffnung  $z$  entweder immer gegen die Sonne, oder gegen eine weisse Wolke richtet; da die Beobachtungen meist nur wenige Minuten beanspruchen, so kann man in beiden Fällen auf die nöthige Konstanz der Lichtquelle rechnen, wenn man einen ruhigen, heiteren Mittag zur Beobachtungszeit wählt.

Messungen über die Intensität des durchscheinenden Lichtes lassen sich



mit dem beschriebenen Instrumente nicht machen, dafür ist es aber ganz geeignet, auf einfache Art zu zeigen, ob überhaupt noch wahrnehmbares Licht durch einen Pflanzentheil geht, und wenn daher der Apparat in keiner Weise Anspruch auf den Namen eines Diaphanometers machen darf, so verdient er doch den eines Diaphanoskops, welches ich zum Unterschied von dem folgenden Instrumente als einfaches Diaphanoskop bezeichnen will. Dem oben angedeuteten Zwecke, zu zeigen, wie tief überhaupt das Licht der Sonne, des blauen Himmels oder der weissen Wolken in die Pflanzentheile mit einer dem Auge wahrnehmbaren Intensität eindringt, entspricht der einfache Apparat hinreichend.

Ich lasse nun einige damit gemachte Beobachtungen hier folgen; die Blätter, Knollen, Wurzeln u. s. w. wurden so zugeschnitten, dass sie sich zwischen die Platten *a* und *b* bequem einschalten liessen.

Am 19. Juli 1860 wurden folgende Beobachtungen gemacht, indem die Oeffnung *z* des Rohres gegen eine von der Mittagssonne beleuchtete weisse Wolke gerichtet wurde.

Objekt zwischen <i>z</i> und <i>y</i> .	Helligkeit und Färbung des durch <i>y</i> wahrnehmbaren Lichtes.
Drei Kirschblätter noch ziemlich jung . .	heller, intensiv grüner Schein.
Vier Kirschblätter . . . . .	schwacher, rothbrauner Schein.
Fünf Kirschblätter . . . . .	kein wahrnehmbares Licht mehr.
Sieben Blätter von <i>Sonchus asper</i> ganz gesund und schön grün . . . . .	dunkel blutrother Schein.
Neun Blätter ebenso . . . . .	undurchscheinend.
Sechs schön grüne Blätter von <i>Cynanchum vincetoxicum</i> . . . . .	dunkel blutrother Schein.
Fünf Blätter von Buchweizen . . . . .	hellgrüner Schein.
Acht Blätter davon . . . . .	dunkel blutroth.
Weisser Same von <i>Phaseolus multiflorus</i> in Wasser gequollen, mit Schale . . .	roth durchscheinend.
Ein <i>Kotyledon</i> davon . . . . .	grünlich durchscheinend.
Stück aus einem frischen unreifen Apfel 3 cm dick . . . . .	hellgrün, sehr lichtstark.
Vier Eichenblätter . . . . .	hellgrün.
Sechs Eichenblätter . . . . .	roth durchscheinend, sehr lichtschwach.
Stück aus einer Kohlrübe mit Schale 3 cm dick . . . . .	hellgrüner Schein.
Ebenso ohne Schale 2 cm dick . . . .	farblos, sehr hell.
Kartoffel sammt doppelter Schale 3,7 cm dick . . . . .	roth durchscheinend.

Auffallend ist es, dass die grünen Blätter sowohl als die farblosen Gewebmassen bei bestimmter Dicke, bevor sie undurchsichtig werden, roth erscheinen; es zeigt dies, dass die minder brechbaren Strahlen von grösserer Wellenlänge tiefer eindringen als die stärker brechbaren und die von kleinerer

Wellenlänge. Diese Thatsache wird mit dem sogleich zu beschreibenden Instrumente noch mehr ausser Zweifel gesetzt.

Fig. II zeigt den Längsschnitt des analysirenden Diaphanoskops <sup>1)</sup>. Es besteht gleich dem einfachen aus Pappe, welche überall schwarz überzogen ist. Das Rohr *B*, welches ich als Objektiv bezeichne, lässt sich auch hier mit starker Reibung auf *A* hin und her schieben. Das Mittelstück *A* ist hier viel länger, etwa 10—12 Zoll und auch an seinem hinteren Ende mit einem Deckel verschlossen. Neu hinzugekommen ist das Rohr *C*, welches vorne mit starker Reibung auf *A* verschiebbar ist und hinten das Prisma *P* enthält; dies ist mittelst eines seitwärts hindurchgehenden Zapfens drehbar; ich bezeichne diesen Theil des Apparates als Okular. Auch bei diesem Instrument dient der Raum zwischen *a* und *b* zur Aufnahme des Objekts. Der Lichtstrahl *ααα* dringt bei *z* ein, durchsetzt den diaphanen Körper und tritt bei *s* in das Rohr ein, um zum Prisma zu gelangen. Um das von dem Prisma zu erzeugende Spektrum in reinen Farben zu erhalten, muss der Spalt bei *s* schmal und scharfrandig sein. Zu diesem Zwecke nehme ich aus dem Deckel *a* ein etwa 4—5 mm breites und 10 mm langes Rechteck heraus und klebe dann über dieses ein Stanniolblättchen *xx*, in welchem sich ein Spalt von 1 mm Breite und 9—10 mm Länge befindet, dessen Ränder durch Druck scharf gemacht sind. Die Oeffnung *z* kann viel breiter sein, um mehr Licht zum Objekt gelangen zu lassen und so das in *s* ausstrahlende intensiver zu machen. Die Platte *c* des Rohres *A* dient als Diaphragma, um von dem Prisma die divergirenden Strahlen abzuhalten; wegen der Schwierigkeit der richtigen Einstellung ist es nicht thunlich, den Spalt im Diaphragma ebenso eng zu machen, als den im Stanniolblättchen. Der Rand *dd* muss auch hier so ausgeschnitten werden, dass er sich dicht an alle Theile der Augenumgebung andrücken lässt, er muss also für eines der beiden Augen ein für alle Mal adaptirt werden und zwar mit Rücksicht auf die Richtung des aus dem Prisma *p* austretenden Strahls *x*.

Die Spalten *s* und die in *c* müssen parallel sein. Vor der Beobachtung nimmt man *B* ab, hält das Okular vor das Auge und dreht das Prisma so, dass man das Spektrum des Spaltes *s*, den man gegen eine weisse Wolke richtet, möglichst scharf sieht. Alsdann lässt man die Einstellung unverrückt und legt das Objekt auf *x*, worauf *B* übergeschoben wird. Auch muss der eingeschaltete Gegenstand zwischen *a* und *b* so eingepresst sein, dass die Spaltränder beider Platten ihm dicht anliegen; man sorgt dafür, dass der

1) Wie man sieht, ist das Instrument ein primitives Spektroskop; als ich die betreffenden Untersuchungen 1860 in Tharandt machte und beschrieb, gab es noch keine Instrumente dieses Namens, von deren Erfindung ich erst kurze Zeit nach dem Erscheinen dieser Abhandlung Kenntniss erhielt. In einer vollkommeneren, auch für Beobachtung von Flüssigkeiten geeigneten Form habe ich das Diaphanoskop in meiner „Experimental-Physiologie“ 1865, p. 7 abgebildet und beschrieben. Zusatz 1892.

Spalt  $z$  mit  $s$  parallel zu stehen kommt. Bei der Beobachtung fasst man das Instrument an dem Okularrohre  $C$ , richtet die Oeffnung  $z$  gegen die Sonne, gegen eine weisse Wolke oder gegen den blauen Himmel; das andere Auge wird mit der anderen Hand bedeckt.

Obgleich ich bisher nur gewöhnliche Prismen von Krystallglas anwenden konnte, so sehe ich mit einem brechenden Winkel von  $60^\circ$ , wenn der Spalt  $s$  gegen eine weisse Wolke gerichtet ist, und kein Objekt im Objektiv sich befindet, doch die Frauenhofer'schen Linien  $D$ ,  $E$ ,  $F$ ,  $G$  und  $H$  mit ziemlicher Schärfe und ich glaube aus diesem Umstande auf die Brauchbarkeit des Instrumentes schliessen zu dürfen. Wenn Pflanzentheile eingeschaltet sind, so ist von den Linien nichts zu sehen, da in den Geweben das Licht diffus wird und dann bei  $s$  nach allen Richtungen zerstreut austritt.

Um die im analysirenden Diaphanoskop untersuchten Körper auch auf ihre Durchlässigkeit für chemische, ultraviolette Strahlen zu prüfen, wende ich den von Stokes angegebenen Apparat Fig. III an. Er besteht aus einem Glaszylinder mit Fuss, 6—7 Zoll hoch und etwa 1 Zoll im Durchmesser. Derselbe ist mit schwarzem Papier dicht umwickelt, auch der Fuss ist damit überklebt. An einer Seite bringt man in dem schwarzen Ueberzug einen Spalt von 6—8 mm Länge (horizontal) und 1 mm Breite an, durch welchen das Glas entblösst wird. In den Cylinder wird eine Lösung von schwefelsaurem Chinin gegossen, so dass das Niveau der Flüssigkeit etwas über dem Spalt  $s$  steht. Man stellt den Cylinder so, dass direktes Sonnenlicht in den Spalt fällt, während man auf den oberen Rand  $rr$  das Auge legt und dies so dicht als möglich, um den Raum im Cylinder von allem Licht ausser dem durch  $s$  einfallenden freizuhalten. Man sieht dann das prachtvolle Hellblau der Fluoreszenz; die unsichtbaren ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes werden in der Flüssigkeit in minder brechbare blaue Strahlen umgewandelt. Hält man vor  $s$  ein rothes Glas, so verschwindet das Phänomen vollständig, weil das rothe Glas keine chemischen Strahlen durchlässt; bringt man dagegen ein violettes Glas vor den Spalt, so tritt die blaue Fluoreszenz um so schöner hervor, da das violette Glas gerade den brechbarsten Strahlen den Durchgang am besten gestattet. Will man nun einen Pflanzentheil auf seine Durchdringbarkeit für chemische Strahlen prüfen, so legt man ihn dicht auf den Spalt  $s$  und zwar muss das in Gestalt einer Platte zugeschnittene Objekt den Spalt allseitig überragen, um nur durchscheinendes Licht eindringen zu lassen. Entsteht nun bei vorgehaltenem Objekt in der Flüssigkeit ein blauer Schein, so ist dies der Beweis, dass jenes chemische Strahlen durchlässt.

Das schwefelsaure Chinin im Cylinder dient zur Ergänzung der Lichtanalyse, welche das analysirende Diaphanoskop gewährt.

Die zunächst folgenden Beobachtungen wurden mit einem Prisma  $P$  gemacht, dessen brechender Winkel nur  $45^\circ$  betrug; die Höhe des Spektrums



ist hierbei gering, aber es bietet den Vortheil, auch bei sehr lichtschwachen Objekten noch deutliche Farben zu liefern<sup>1)</sup>.

Bei den folgenden Beobachtungen wurde das Objectiv immer gegen eine weisse, von der Sonne beschienene Wolke gerichtet.

Eingeschaltetes Object.	Bestandtheile des durchscheinenden Lichtes und das Verhalten desselben gegen Chininlösung.
-------------------------	--

6. August 1860.

Kartoffel.

Schale derselben . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, geringe Fluorescenz.
Scheibe des Gewebes 1 mm dick . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, starke Fluorescenz.
„ „ „ 7 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, keine Fluorescenz.
„ „ „ 10 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau.
„ „ „ 32 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.

Unreifer Apfel.

Schichte mit Schale 2 mm dick . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, Fluorescenz.
„ ohne „ 6 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau.
„ mit „ 7 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, wenig Blau.
„ „ „ 10 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
„ „ „ 23 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün (sehr schmal).

Kohlrübe.

Schale (grün) . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, keine Fluorescenz.
Parenchymschichte ohne Schale 2 mm dick	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett, starke Fluorescenz.
Schicht mit Schale 5 mm dick . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
„ „ „ 10 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
„ „ „ 23 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
„ ohne „ 10 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau.
„ „ „ 15 „ „ . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau.

Roth e Möhre (quer durchschnitten).

Schichte 2 mm dick . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, kein Violett und keine Fluorescenz.
„ 4 „ „ . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
„ 17 „ „ . . . . .	Roth, wenig Gelb.
„ 30 „ „ . . . . .	reines dunkles Roth, so breit wie Spalt s.

<sup>1)</sup> Später bediente ich mich eines ausgezeichneten Flintglasprismas von Hartnack, welches trotz der einfachen Vorrichtung zahlreiche Frauenhofer'sche Linien bei grosser Helligkeit des Spektrums erkennen lässt. Zusatz 1892.

9. August 1860.

Einjähriger Kirschtrieb.

Rinde desselben (grün) . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün.
Holz desselben, welches in der Nähe des Markes Chlorophyll enthält, 6 mm dick	Roth, Orange, Gelb, Spur von Grün.

Weidenzweig.

Rinde desselben . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau.
Holz quer durchstrahlt 4 mm dick . . .	Roth und Spur von Grün, sehr schmal.

*Heracleum spondylium*.

Stengel querdurchstrahlt . . . . .	
Rinde, Holz, Mark 3 mm dick . . . . .	Roth, Orange, Gelb, Grün und Spur von Blau.

Diese und viele andere Beobachtungen zeigen, dass das Eindringen des Lichtes in die chlorophyllarmen oder chlorophyllfreien Gewebe einem bestimmten Gesetze unterliegt; die chemischen Strahlen werden schon von sehr dünnen Schichten geschwächt und vernichtet; die violetten dringen etwas tiefer, noch tiefer die blauen; Roth, Orange, Gelb, Grün dringen bei weitem tiefer ein als das Blau; zuletzt verschwindet das Roth und das Grün; also die brechbarsten Elemente des Lichtes werden zuerst und in den äusseren Schichten absorbirt, die minder brechbaren dringen sehr tief ein.

Bei den folgenden Beobachtungen wurde ein Prisma *P* mit einem brechenden Winkel von  $60^{\circ}$  angewendet. Die Blätter wurden so zugeschnitten, dass sie gerade in das Rohr *B* passten und nach und nach mehrere Lagen ganz frischer Blätter eingeschaltet. Die bei dem Durchgang des Lichtes verursachte Zerstreuung macht, dass die Strahlen aus *s* nicht parallel zum Prisma gelangen und dies hindert das Sichtbarwerden der Fraunhofer'schen Linien. Die Lage der Absorptionsstreifen kann also nur geschätzt werden.

Wenn man auf die angegebene Art in das Objectiv des analysirenden Diaphanoskops nur ein Blatt von Kirsche, Kürbis, Runkelrübe, Chenopodien, Plantago, Polygonum u. s. w. einschaltet, und die Oeffnung *z* gegen die Sonne richtet, so zeigt das Spektrum des Spaltes alle Farben, nämlich Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Violett; die beiden letzteren aber geschwächt und im Roth erscheint ein ziemlich schmaler schwarzer Streifen, der dem charakteristischen Absorptionsstreifen der Chlorophylllösung völlig entspricht; im Gelb bemerkt man eine Verdunkelung. Im Allgemeinen gleicht das Spektrum demjenigen, welches von dem durch eine verdünnte Chlorophylllösung gegangenen Licht herrührt. Schaltet man zwei bis drei Blätter ein, so wird der Absorptionsstreifen im Roth viel breiter, es bleibt oberhalb desselben ein schmaler Streifen sehr dunkles Roth übrig, so dunkel, dass man es leicht

übersieht; das Blau ist beinahe vollständig vernichtet, das Violett fehlt ganz. Zwei bis drei Lagen grüner Blätter verhalten sich also in Bezug auf das durchgehende Licht so, wie eine dickere Schichte von Chlorophyllextrakt oder wie eine dünnere Schichte der konzentrirten Lösung. Das so erhaltene Spektrum besteht dann aus Dunkelroth, schwarzem Streifen, Hellroth und Orange, Gelb mit dunklem Streifen, Grün und von Spur Blau. Hält man ein beliebiges grünes Blatt vor den Spalt des Cylinders mit Chininlösung, so ist alle Fluoresenz vernichtet, auch wenn direktes Sonnenlicht auf das Blatt fällt. Auch in dieser Beziehung stimmt die im Blatte stattfindende Absorption mit der einer Schicht von Chlorophylllösung überein.

Wenn man die grünen Blätter mit Alkohol 2—3 Tage der Sonne aussetzt, so werden sie vollständig entfärbt. In diesem Zustande in dem Diaphanoskop untersucht, zeigen sie nichts mehr von den Absorptionserscheinungen, welche dem Chlorophyll eigen sind; mit dem Farbstoff ist auch diese Reaktion verschwunden; diese entfärbten Blättern verhalten sich wie anderes farbloses Parenchym oder wie weisses Papier gegen durchfallendes Licht. Eine Lage entfärbter Blätter liefert im Spektrum Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau und viel Violett. Zwei bis drei Lagen schwächen die Intensität der Farben und besonders das Violett, aber Absorptionsstreifen im Roth und Gelb erscheinen auch jetzt noch nicht. Eben so verhalten sich ehlorotische Maisblätter; die etiolirten Blätter lassen ebenfalls das ganze Spektrum durch, sogar die Fluoresenz im Chinin wird nicht verhindert; sobald sie aber einige Stunden dem Lichte ausgesetzt waren und eine Spur grüner Farbe zeigen, verhindern sie die Fluoresenz und die Absorptionsstreifen treten auf.

Es ist eine überraschende Erscheinung<sup>1)</sup>, dass der grüne Farbstoff in den Blättern so auf das durchfallende Licht wirkt, als ob alle Zellsäfte aufgelöstes Chlorophyll enthielten; wenn dasselbe in den Blättern in Gestalt einer Lösung vorhanden wäre, so wäre das eigenthümliche Verhalten des Spektrums durchaus nicht auffallend; da aber der Farbstoff nur in den Chlorophyllkörnern enthalten ist, welche nicht einmal kontinuierliche Schichten bilden, sondern lose neben einander liegend nur die Wände der Zellen bedecken, so muss es auffallen, dass das Licht dennoeh in eine so vollständige Berührung mit dem Farbstoff bei seinem Durchgang durch das Gewebe kommt. Obgleich also der Farbstoff in den Blättern nicht gelöst ist, wirkt er dennoch auf das einfallende Licht als ob er wirklich gelöst wäre. Es hat diese Thatsache gewiss eine allgemeine und wichtige Bedeutung für die Oekonomie des

---

<sup>1)</sup> Gegenwärtig würde man allerdings genauere Beobachtungen verlangen dürfen als die von mir vor 32 Jahren gemachten. Indessen sind dieselben zur Begründung der von mir gezogenen Schlüsse hinreichend und haben zu späteren Untersuchungen Anlass gegeben, worüber man das Nöthige in den späteren Auflagen meines Lehrbuches, besonders in Aufl. IV 1874, pag. 729 ff. findet. Zusatz 1892.



vegetabilischen Lebens. Wir wissen, dass zur Assimilation des Kohlenstoffes d. h. zur Zersetzung der Kohlensäure in den Blättern der grüne Farbstoff und das Licht zusammen wirken müssen, dass das Licht die Abscheidung des Sauerstoffes nur dann bewirkt, wenn es auf Chlorophyll trifft. Da wir nun finden, dass jeder Lichtstrahl, der auf das Blatt fällt, auch wirklich mit dem Farbstoff in Berührung kommt, so müssen wir schliessen, dass auch jeder auffallende Lichtstrahl in Wirksamkeit tritt, dass keiner verloren geht, keiner müssig das Gewebe durchdringt. Es wird also die Kraft des Lichtes, welches auf ein Blatt fällt, vollständig ausgebeutet.

Um nun auf die Eingangs gemachten Betrachtungen wieder zurückzukommen, können wir aus den mitgetheilten Beobachtungen uns im Allgemeinen eine Vorstellung von der Vertheilung des Lichtes in dem Inneren der vegetabilischen Gewebe bilden. Denken wir uns einen jungen Apfel, eine noch grüne Pflaume, eine junge Kohlrübe, einen krautigen oder einen einjährigen verholzten Stammtheil, so werden wir in allen diesen Fällen annehmen müssen, dass Licht bis in die innersten Theile derselben eindringt, aber jede Schichte des Gewebes erhält eine andere Strahlenmischung; zunächst nimmt die Intensität der Durchleuchtung von aussen nach innen hin ab; wichtiger ist aber der Umstand, dass jede Schichte nicht nur eine ihr eigenthümliche Intensität der Beleuchtung, sondern noch mehr eine ihr eigene Qualität des Lichtes empfängt. Jede Strahlengattung, welche von einer mehr äusseren Schichte absorbiert wird, fehlt natürlich in dem Licht, welches zur nächst inneren Schicht gelangt. Die äusserste Schichte der Rinde erhält die ganze volle Wirkung des Lichtes, in ihr finden die Strahlen jeder Brechbarkeit und Eigenschaft Zutritt; sie absorbiert aber die chemischen Strahlen beinahe vollständig und ausserdem einen Theil der violetten, blauen und rothen; die nächst innere Schicht erhält ein Licht, in welchem die weniger brechbaren Elemente vorwiegen; eine noch tiefere Zellenlage erhält nur Roth, Orange, Gelb, Grün, und die innersten Zellen werden endlich nur von sehr schwachen, rothen und grünen Strahlen durchleuchtet. Da wir nun wissen, dass die verschiedenen Theile des Sonnenspektrums sehr verschiedene chemische Wirkungen äussern, so liegt die Vermuthung nahe, dass die chemische Charakteristik der verschiedenen Schichten der Pflanzentheile mit ebenso charakteristischen photochemischen Prozessen in denselben Hand in Hand geht. Ferner, wo man grünen Farbstoff im Innern von Pflanzentheilen findet, wird man immer seine Entstehung zunächst als eine Lichtwirkung betrachten müssen, so lange nicht der Beweis geliefert ist, dass an den betreffenden Stellen auch bei absoluter Finsterniss Chlorophyll entstehen kann <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Letzteres ist bei den Keimpflanzen der Koniferen wirklich der Fall, wie in der vorausgehenden Abh. V, p. 143 gezeigt wurde. — Später habe ich mich auch davon überzeugt, dass die Laubblätter echter Farne in tiefster Finsterniss Chlorophyll bilden, was die Equisetenhalme nicht thun. Zusatz 1892.

Das Licht, welches auf den Boden eines dicht geschlossenen Hochwaldes fällt, wird mehr oder weniger die Zusammensetzung dessen haben, welches durch ein oder mehrere grüne Blätter gegangen ist; es werden in diesem Lichte vorzugsweise rothe, gelbe, grüne Strahlen vertreten sein, die blauen, violetten und chemischen aber nur in geringer Menge sich finden; da freilich auch zwischen den Blättern hindurch Tageslicht einfällt, so wird jene Mischung zum Theil verwischt werden, es wird kein absoluter Mangel an den brechbarsten Strahlen stattfinden, aber doch ein relativer. Wenn nun von der eigentlichen Waldvegetation diejenigen Pflanzen ohnehin ausgeschlossen sind, welche das volle ungeschwächte Tageslicht bedürfen, so werden aber auch anderseits davon diejenigen Schattenpflanzen ausgeschlossen bleiben, welche zwar ein gemindertetes Licht verlangen oder ertragen, darin aber alle Elemente desselben in gewöhnlicher Mischung verlangen; die Waldpflanzen müssen offenbar als solche betrachtet werden, welche bei geringer Intensität des Lichtes sich vorwiegend mit den minder brechbaren Strahlen begnügen, oder verhältnissmässiges Uebergewicht derselben über die brechbaren vertragen.

---

## VIII.

# Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane.

1863.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1863.)

### 1. Neubildungen.

Die räumlich und zeitlich geregelten Zelltheilungsfolgen, auf denen die Neubildung der Pflanzenorgane beruht, finden in dem normalen Verlaufe der Vegetation gewöhnlich an solchen Orten statt, welche dem unmittelbaren Einfluss des Tageslichtes ganz oder theilweise entzogen sind, und nur wenige Arten von Zellbildungen erfolgen an solchen Stellen, welche ihm einen ungeschwächten Zutritt gestatten. Die unterirdischen Wurzeln, Rhizome und Knollen bilden sich oft so tief im Innern eines dichten schlüssigen Bodens, dass bei ihnen von einer unmittelbaren Mitwirkung des Tageslichts kaum mehr die Rede sein kann; aber auch die Neubildung der Blütenknospen erfolgt nicht selten in tiefer Finsterniss, wenn, wie bei Tulipa, Hyacinthus u. a. dicke Lagen umhüllender Zwiebschalen oder wie bei Crocus, Arum u. a. überliegende Erdschichten von hinreichender Dicke das Tageslicht von den Neubildungsherden abhalten. Beispiele in unterirdischer Finsterniss erfolgender Bildungsprozesse von noch anderer morphologischer Bedeutung bieten die Keimung der Mondraute<sup>1)</sup> und die Entwicklung der unterirdischen Pilze. Selbst an oberirdischen Pflanzentheilen treten aber die Vorgänge der Zelltheilung oft in tiefer Dunkelheit ein. Das Zellen bildende Cambium älterer Baumstämme und mehrjähriger Aeste ist gewöhnlich von einer undurchsichtigen Borke umhüllt; die erste auf Zelltheilung beruhende Bildung nächstjähriger Sprosse findet oft in einer Umhüllung zahlreicher Schuppen statt, von denen zwar jede einzelne ziemlich durchscheinend ist, die aber zusammen

---

<sup>1)</sup> Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II. in Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857.



eine opake Hülle darstellen (Aesculus); so erfolgt auch die erste Anlage des Blütenstandes unserer Gramineen in der verdunkelnden Umhüllung der Blattscheiden, welche bei den Cerealien allerdings keine vollständige ist, bei *Zea Mais* aber bei der grossen Zahl der umhüllenden Scheiden gewiss einen so hohen Grad erreicht, dass bis zu den verborgenen Bildungsstätten der Inflorescenzen ein dem menschlichen Auge kaum mehr wahrnehmbares Licht vordringt. Selbst in den zahlreichen Fällen, wo durch rasch eintretende Streckung der jungen Internodien die wachsenden Knospen der Beschattung der älteren Laubblätter entführt werden, wie bei *Bryonia dioica*, *Cucurbita*, *Humulus*, *Phaseolus*, *Vicia*, *Robinia Pseudacacia*, *Crataegus Oxyacantha*, *Sambucus nigra* u. v. a. ist dennoch die sich verlängernde und Blätter bildende Stammspitze vor dem Zutritt des intensiveren Tageslichtes geschützt, da die sie umhüllenden Knospenblätter durch ihre dichte Lagerung und die bedeutende Undurchsichtigkeit ihres jungen Gewebes und oft auch durch dichte Behaarung nur sehr geschwächtes Licht bis zu den innersten Bildungs-herden der Knospen gelangen lassen, Verhältnisse, die sich bei der anatomischen Präparation hinreichend als Verdunkelung geltend machen.

Dagegen finden aber auch häufig Zelltheilungsvorgänge unter stark durchscheinenden Umhüllungen statt, welche das Tageslicht noch in namhafter Stärke Zutreten lassen. Die verdickende Cambiumschicht einjähriger Zweige ist durch die grüne Rinde und selbst durch das anfänglich dünne Periderm keineswegs vollständig verdunkelt; ich überzeugte mich in vielen Fällen, dass das Tageslicht nicht nur durch die Rinde solcher Zweige, sondern auch bis in das Mark derselben mit einer Intensität durchdringt, welche selbst dem durch helles Tageslicht abgestumpften Auge leicht wahrnehmbar ist. Ebenso wenig ist die Neubildung des Holzes im Stamm von *Helianthus annuus* und *tuberosus*, der *Nicotiana*- und *Brassica*-Arten durch die dünne grüne Rinde vor dem Licht geschützt.

Die der Befruchtung folgenden Zellenbildungen müssen in manchen Fällen allerdings in tiefster Finsterniss vor sich gehen, wie bei dem *Mais* und im Zapfen der *Abietineen*; bei vielen Pflanzen ist aber die dem Licht ausgesetzte Fruchtknotenwand so dünn und so durchscheinend, dass in die befruchteten Samenknospen Licht von bedeutender Intensität durchscheinen kann. So fand ich [nach der in der vorigen Abhandlung beschriebenen Methode], dass selbst bei trübem regnerischem Wetter hellgrünes Licht durch die junge 14 mm dicke Aprikose hindurchgeht, noch stärker wurde eine jüngere Frucht durchleuchtet. Eine junge Feige, Anfangs Mai, 18 mm dick, der Länge nach halbt und quer durchleuchtet (von direktem Sonnenlicht), liess ein sehr helles grünes Licht durchscheinen; ebenso wurde eine 9 mm dicke junge Stachelbeere durchleuchtet, und der ganze 6 mm dicke Fruchtknoten von *Tulipa* liess auffallende Sonnenstrahlen als hellgrünes Licht durchscheinen. Noch stärker als in diesen Fällen muss die Erleuchtung

der Fruchtknotenhöhle bei den *Stellaria*-Arten, dem Tabak und anderen dünnwandigen Früchten sein; allerdings wird durch die Blumenkrone und den Kelch das auffallende Licht gerade zur Zeit der Befruchtung von dem Fruchtknoten abgehalten. Abgesehen von den geringeren Differenzen ist es gewiss immer nur ein ziemlich geringer Bruchtheil des Tageslichts, welcher bis zu den Bildungsstätten des Embryos und Endosperms durchdringt, ein Bruchtheil nicht bloss in Bezug auf die Intensität, sondern auch in Rücksicht der Qualität und Zusammensetzung des Lichtes, denn meine früheren Untersuchungen über die Durchleuchtung zeigen, dass vorzugsweise die Strahlen des rothen Spektrum-Endes, nämlich Grün, Gelb, Roth tief in das Pflanzengewebe eindringen, während die stärker brechbaren und chemisch wirksamsten Strahlen schon in den oberflächlichsten Gewebeschichten absorbirt werden.

Durch die Sporangienwand der Farnkräuter und Moose würde das Tageslicht in namhafter Stärke eindringen, wenn diese Pflanzen nicht ohnehin gewöhnlich an schattigen Orten wüchsen, und zudem ist die Farnkapsel durch ihre Stellung, durch das Indusium u. dergl., die Mooskapsel durch ihre Haube geschützt. Die Prothallien der Farne und die Vorkerne der Moose, sowie die vegetativen Theile der Lebermoose scheinen wesentlich auf Beschattung durch fremde Umgebungen angewiesen. Das Wachsthum des Flechtenthallus ist wenigstens in vielen Fällen dem intensivsten Tageslicht völlig preisgegeben, wenn überhaupt zur Zeit so intensiver Beleuchtung der Thallus wächst, was immerhin fraglich erscheint; in die jungen Sporenschläuche dringt gewiss auch bei den Flechten, welche an sonnigen Orten wachsen, nur sehr geschwächtes Licht, da bekanntlich selbst sehr dünne Schnitte der Receptacula noch in hohem Grade undurchsichtig sind.

Doch auch bei höheren Pflanzen treten Zellenbildungen an Stellen auf, welche dem Tageslicht völlig ausgesetzt sind, so die auf Zelltheilung beruhende Bildung von Spaltöffnungen, besonders auf der Oberseite der Blätter. Bei *Beta vulgaris* und *Reseda luteola* z. B. findet man alle Entwicklungsstufen derselben auf Blättern von 4 bis 6 cm Länge, welche längst aus der Knospe hervorgetreten, dem Tageslicht frei ausgesetzt sind. Die Zelltheilungen, durch welche die erste Korkschicht unter der Epidermis der Zweige entsteht, sind bei der Durchsichtigkeit der Oberhaut einem kaum geschwächten Tageslicht zugänglich, doch finden gleichnamige Bildungen auch in tiefster Finsterniss statt, denn grosse Spaltöffnungen fand ich auf den Stolonen und jungen Knollen der Kartoffel, kleinere auf der unterirdischen Kotyledonarscheide des Dattelkeim, und Korkgewebe bildet sich bekanntlich auch unterirdisch. Es werden weitere Untersuchungen zeigen, ob jene Zellbildungen, welche ihrer Lage nach einem ungeschwächten Licht preisgegeben sein würden, nicht vielleicht periodisch in der Nacht fortschreiten und am Tage in den Uebergangsstadien verharren. Eine solche Vermuthung wird wenigstens nahe gelegt durch den Umstand, dass die meisten und wichtigsten Neu-

bildungen unter verdunkelnden Umhüllungen vor sich gehen; man könnte fast sagen, dass sich mit zunehmender Höhe der Organisation auch das Streben immer deutlicher geltend mache, die Zellbildungsherde dem Licht möglichst zu entziehen. Noch entschiedener spricht aber für jene Vermuthung eine von den grünen Algen hergenommene Analogie, bei denen, wie Alex. Braun in einer anziehenden Schilderung darlegte, die wesentlichsten Vorbereitungen zur Zellbildung in der Nacht eintreten<sup>1)</sup>. Er überzeugte sich, dass bei den grünen Algen die Vorbereitung zur Keimzellenbildung, insbesondere das damit verbundene Verschwinden des Amylums in der Nacht beginnt und meistens auch in einer Nacht so weit fortschreitet, dass mit dem nächsten Morgen die Bildung der Keimzellen zur Vollendung kommen und die Geburt eintreten kann; bei *Hydrodictyon* komme zuweilen der interessante Fall vor, dass einzelne Zellen im Laufe der Nacht ihre Vorbereitung zur Theilung nicht vollenden, sie verharren dann den Tag über ohne bemerkliche Veränderung und beendigen erst in der zweiten Nacht die Vorbereitung für Schwärmzellbildung. Auch bei *Ulothrix zonata* erfolge die Theilung des grünen amylumhaltigen Inhaltes in der Nacht, Geburt und Schwärmen der neu entstandenen Gonidien am Vormittag, aber an einem regnerischen Tage sah er sie erst am Abend austreten, nachdem vorher zwischen 5 und 6 Uhr das Wetter sich aufgeheitet hatte. Auch Thuret<sup>2)</sup> sagt, man könne es als allgemeine Regel hinstellen, dass im normalen Verlauf der Austritt der Zoosporen in den ersten Stunden des Tages stattfindet, die vorbereitende Sonderung des Protoplasmas muss demnach im Dunkel der Nacht vor sich gehen; wenn jenes Gesetz, fährt Thuret fort, bei den Ulven und Ektokarpus nur wenig konstant ist, so giebt es dagegen Algen, welche hierin eine überraschende Regelmässigkeit zeigen. Bei *Cutleria multifida* z. B. sei es die erste Morgendämmerung, in der das Schwärmen eintritt und die einzige bestimmte Ausnahme bot *Enteromorpha clathrata*, wo die Emission der Sporen immer am Nachmittag eintrat; ob in dem letzteren Falle die Vorbereitung des Protoplasmas unter dem Einfluss des Tageslichtes stattfindet, ist leider nicht bemerkt<sup>3)</sup>.

Aus Cohn's Beschreibung der Entwicklung des *Pilobolus crystallinus*<sup>4)</sup> geht hervor, dass bei diesem Pilz das Zerfallen des Protoplasmas in eine grosse Zahl von Sporen ebenfalls in der Nacht eintritt, nachdem die Keimung am Nachmittag stattgefunden und bis zum Eintritt der Nacht das Sporangium gebildet wurde. Auch hier hängt die Befreiung der schon gebildeten Sporen vom Lichte ab<sup>5)</sup>.

1) Verjüngung, pag. 235 ff.

2) Annales des sciences nat. 1850. T. XIV. p. 246 ff.

3) Eines der schönsten und leicht zugänglichen Beispiele liefern die *Spirogyren*, deren Zelltheilungen in der Zeit nach Mitternacht stattfinden.

4) Verh. der Leopoldina, XV. Bd. 1. Abth. p. 513.

5) Hofmeister, in Flora 1862. p. 515.



Wenn in allen diesen Fällen die inneren Bewegungen des Protoplasmas, welche die Zelltheilung zur Folge haben, im Finstern stattfinden und somit das Licht dabei entbehrlich, vielleicht sogar hinderlich erscheint, so schliesst sich daran die weitere Thatsache, dass eine andere dem Protoplasma eigenthümliche Lebensäusserung ebenfalls von dem direkten Einfluss des Tageslichtes unabhängig ist, ich meine die sogen. Strömung und Cirkulation. Meyen<sup>1)</sup>, eine Behauptung Dutrochet's zurückweisend, sagt: das Licht scheint auf die Bewegung in den Schläuchen der Charen durchaus gar keine Wirkung auszuüben, denn er habe Charenpflanzen mehrere Monate lang in einem dunklen Raume bedeckt stehen lassen, aber bei einer Temperatur von 7 bis 8° R. noch immer so lebhaft Bewegungen bemerkt, als eben dieselben Pflanzen im Sommer und bei einer höheren Temperatur zeigten.“ Dutrochet liess Charen in einem finstern Raume bei 14 bis 22° C. verweilen und fand, dass die Bewegung in den meisten langsamer wurde und in den jungen Pflanzen am 24. oder 26. Tage aufhörte, indem sie vergeilten. Diese Angaben vertragen sich sehr wohl, wenn man bedenkt, dass bei erhöhter Temperatur auch die nächtliche Athmung und der dadurch bewirkte Verlust an Kohlenstoff sich steigert und so bei Dutrochet die Pflanze eher zu Grunde richten musste, als bei dem Versuch Meyen's. Wenn aber die Bewegung des Protoplasmas im Finstern so lange dauert, bis die Pflanze durch Etiolement verdirbt, so kann man sagen, dass jene von dem unmittelbaren Lichteinfluss unabhängig ist. Ein von mir gemachter Versuch zeigt sogar, dass die Cirkulation des Protoplasmas selbst dann noch fort dauert, wenn sich der Einfluss der Finsterniss schon durch Etiolement geltend macht. Am 3. Aug. 1862 stellte ich eine im Topfe am Fenster erwachsene Pflanze von *Cucurbita Pepo* in einen hölzernen finstern Schrank; am 7. August zog ich schmale Streifen von dem Stiele eines jungen Blattes ab, der bereits zu vergeilen anfang und fand die Bewegung des Protoplasmas in den grossen Haarzellen noch sehr lebhaft; bei gleicher Untersuchung konnte ich selbst am 15. Aug., also nach 12tägiger Verdunkelung, die Bewegung des Protoplasmas in den Haaren stark vergeilter Blattstiele noch mit derselben Lebhaftigkeit stattfinden sehen, wie bei einer am Südfenster stehenden Pflanze.

Da, wie aus dem Bisherigen erhellt, wohl die Mehrzahl der auf Zelltheilung beruhenden Bildungsprozesse dem Einfluss des Tageslichtes durch räumliche oder zeitliche Anordnung mehr oder weniger entzogen sind, so ist mindestens zu vermuthen, dass darin eine für die Vegetation allgemein günstige Bedingung gegeben ist, denn man muss prinzipiell annehmen, dass Einrichtungen, im organischen Leben, welche bei den verschiedensten Organisationsverhältnissen wiederkehren und welche zumal bei hochentwickelten Organismen auftreten, für den ganzen Vorgang der Lebenserscheinungen günstig sein müssen, wenn sie sich auch nicht ohne Weiteres als solche geltend machen. Wenn

1) Neues System der Pflanzen-Physiologie, II. p. 223.

wir im Allgemeinen die vegetative Entwicklung mit zunehmender Temperatur sich steigern sehen, ohne dass deshalb die niederen Temperaturen über Null absolut unfähig sind, geringere Grade der Vegetation zu unterstützen, so ist daraus zu schliessen, dass eine höhere Temperatur eine begünstigende Bedingung, wenn auch nicht gerade eine allgemein nothwendige Bedingung des Vegetationsprozesses ist, und in demselben Sinne scheinen höhere Grade von Dunkelheit eine begünstigende Bildung speziell für die auf Neubildung von Zellen beruhenden Vegetationsprozesse zu sein, während umgekehrt mit der Steigerung der Lichtintensität die assimilirende Thätigkeit der grünen Organe gesteigert wird. Und wenn dies gilt, so wird man zugeben müssen, dass der Vegetationsprozess um so ausgiebiger, rascher und kräftiger sich vollzieht, je mehr bei einer Pflanze die Neubildungsherde verdunkelt und je mehr zugleich die fertigen grünen, assimilationsfähigen Organe dem Tageslicht ausgesetzt sind; die dazu nöthigen Einrichtungen treten um so entschiedener hervor, je höher wir in der Reihe der Pflanzenformen emporsteigen, während dagegen bei den niederen Formen eine solche Sonderung nicht eintritt, aber auch weder die Massenproduktion, noch die morphologische Ausbildung sich mit der der höheren Pflanzen messen kann. Um zu zeigen, dass die Annahme, die Dunkelheit begünstige die Zellbildungsprozesse, die Wahrscheinlichkeit für sich hat, kann man zunächst anführen, dass auch solche Zelltheilungen, welche an stark beleuchteten Oberflächen einzutreten pflegen, durch starke Verdunkelung nicht verhindert werden, und noch beweisender sind natürlich solche Fälle, wo auf abnorme Weise im Finstern Neubildungen entstehen, welche an denselben Stellen im Licht nicht eintreten würden. Für Beides sollen hier einige Erfahrungen ihren geeigneten Ort finden.

Bei *Beta vulgaris* zeigen die Blätter im Anfang der zweiten Vegetationsperiode die Entstehung der Spaltöffnungen zu einer Zeit, wo sie schon der vollen Wirkung des Tageslichtes ausgesetzt sind. Die 5 cm lange Lamina eines im Freien entwickelten dunkelgrünen Blattes liess auf beiden Seiten neben fertig ausgebildeten Spaltöffnungen auch alle Entwicklungsstufen derselben erkennen; ich sah solche, wo der Porus eben anfang sich zu bilden, andere, wo die jungen Schliesszellen noch durch eine einfache Lamelle getrennt waren, ferner solche, bei denen auch diese Theilung der Mutterzelle noch nicht stattgefunden hatte, und endlich liessen sich die Mutterzellen der Spaltöffnungen selbst bis auf ihre frühesten Entwicklungsgrade zurückverfolgen; die verschiedensten Bildungsstufen fanden sich regellos neben einander. Gleichzeitig mit jener ins freie Land gepflanzten Rübe war eine eben solche in einen Blumentopf gesetzt und in den dunklen Raum eines geräumigen Schrankes gestellt worden, um dort zu vergeilen. Die Blätter entwickelten sich eben so zahlreich und etwas rascher als im Freien, der Grad der Dunkelheit war hinreichend, keine Spur von grüner Färbung auf-

kommen zu lassen, die Blätter wurden rein und intensiv gelb<sup>1)</sup>. Diese Dunkelheit, welche die Bildung des grünen Farbstoffes vollständig verhinderte, war aber keineswegs im Stande, die Entwicklung der Spaltöffnungen zu stören, zum Beweise, dass die Bildung derselben, wenn überhaupt, doch bei weitem nicht in dem Grade vom Licht abhängt, wie die Entstehung des Blattgrüns derselben Pflanze. Vergeilte Blätter von demselben Entwicklungsgrade, wie das obige, zeigten ebenfalls alle Entwicklungsstufen der Spaltöffnungen, von den jungen Mutterzellen derselben bis zu den fertig ausgebildeten Schliesszellen. Diese im Finstern entstandenen Schliesszellen enthielten statt der gewöhnlichen grünen Körner deutlich ausgebildete „vergeilte Chlorophyllkörner“<sup>2)</sup>. Ganz dasselbe Resultat ergab der gleiche Versuch mit *Dahlia variabilis*: In Blumentöpfe gepflanzte Knollen wurden gleichzeitig am Lichte und im Finstern zum Austreiben gebracht, die ersten Blättchen der jungen Triebe untersucht; die völlig vergeilten zeigten ebenso wie die am Lichte dunkelgrün gewordenen sämtliche Entwicklungsgrade der Spaltöffnungen, die Schliesszellen enthielten auch hier regelmässig gelagerte, grosse, gelbliche, vergeilte Chlorophyllkörner. Bei entwickelten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* zeigten die am Lichte dunkelgrün gewordenen, etwa 3 cm langen Primordialblätter ebenso wie die im Finstern entwickelten gelben vergeilter und gleich alter Keimpflanzen alle Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen auf beiden Seiten, auch hier enthielten die fertig ausgebildeten Schliesszellen vergeilte Chlorophyllkörner.

Ein Versuch mit *Nicotiana rustica* zeigt, dass die geschwächte Beleuchtung, welche innerhalb des Fruchtknotens den befruchteten Samenknospen zu Theil wird, nicht unmittelbar nothwendig ist zur Ausbildung der keimfähigen Samen. Eine im Blumengefäss am Südfenster 1861 erwachsene, etwa 4 Monate alte Tabakpflanze, deren kräftiges Aussehen einen genügenden Ernährungszustand bekundete, hatte im August angefangen zu fruktifizieren. Die schon angesetzten Früchte und Blüten, sammt den weiter vorgerückten Blütenknospen wurden sämmtlich abgeschnitten und die Pflanze am 20. August in den finsternen Raum gestellt. Nach 10 bis 11 Tagen hatten sich zwei neue Inflorescenzen mit weissen Stielen entwickelt, die älteren unteren Blüten jeder Inflorescenz hatten grünliche Kelche, offenbar in Folge der Lichtwirkung, welche sie früher schon im Knospenzustande erfahren hatten; bei den jüngeren Blüten waren die Kelche vergeilt, d. h. farblos. Die im Finstern entfalteten Corollen der ersten Blumen waren gelb und hatten nahezu das normale Aussehen; an jeder der im Finstern entwickelten

<sup>1)</sup> Diese gelbe Färbung der Blätter von Beta rührt von einer gelben in den Zellen enthaltenen Flüssigkeit her und findet sich nur bei gelbschaligen Rüben; bei rothschaligen Rüben führen die Mesophyllzellen etiolirter Blätter einen rothen Saft.

<sup>2)</sup> Botan. Ztg. 1862. No. 44.



Inflorescenzen bildete sich durch Selbstbefruchtung eine Frucht, deren Wandung gelblich weiss, durch Lichtmangel vergeilt war; beide Früchte erreichten ein Volumen, welches das im Freien entwickelter um etwas übertraf; bei der einen war die Kapselwand schon lange vor dem Eintritt der Reife der Länge nach aufgesprungen, so dass die reifenden Samen an dieser Seite dem Luftzutritt im dunkeln Raume ausgesetzt waren. Auch die Corolle einer Blüthe mit weissem Kelch war der Länge nach gespalten. Aus den Achseln der untern Blätter, welche um diese Zeit noch grün waren, entwickelten sich im Finstern Zweige, deren erste Blätter grünlich (von früherem Lichteinfluss), deren jüngere aber nur an der Spitze grünlich waren, während die später nachgewachsenen Basaltheile gelblich weiss vergeilten. So verhielt sich die Pflanze am letzten August. Am 8. September waren die unteren früher grünen Blätter völlig gelb geworden, aber noch saftig, mit Ausnahme des untersten, schon welken; auch hatten sich noch neue Blüthen mit weissen Kelchen und Kronen auf weissen Stielen entwickelt. Die im Finstern entstandenen Früchte wurden später reif, von den aufbewahrten gecrnteten Samen wurden im Januar 1862 37 Stück in einen Topf gesäet, wo sie in der Nähe des Ofens zahlreich keimten.

Während im Freien durch das dünne Carpell sicherlich eine nicht unbedeutende Lichtintensität bis zu den Samenknospen vordringt, fand hier offenbar die Befruchtung und die darauf folgende Neubildung im Embryosack in einer sehr tiefen Finsterniss statt und zeigte somit, dass das durchscheinende Licht für diesen Prozess nicht unentbehrlich ist, obwohl keineswegs die Vermuthung ausgeschlossen bleibt, dass der normale Beleuchtungsgrad für die Ausbildung der Samen vielleicht günstiger ist. Besser wäre es gewesen, den Blütenstamm allein zu verfinstern, während die Blätter hätten dem Lichte ausgesetzt bleiben müssen, sie hätten dann ihr Ernährungsgeschäft fortsetzen können und die Zahl der Früchte würde so bei ungestörter Elatthätigkeit eine grössere geworden sein<sup>1)</sup>; bei meinem Versuch war nicht nur die unmittelbare Lichteinwirkung in Bezug auf die Früchte beseitigt, sondern auch die Assimilationsthätigkeit der Pflanze dadurch sistirt, dass die Blätter dem Lichte entzogen waren. Aber gerade weil trotz dieser Uebelstände dennoch keimfähige Samen sich im Finstern bildeten, zeigt der Versuch desto deutlicher, dass die unmittelbare Mitwirkung des Lichtes bei der Ausbildung der Blüthe und der Frucht in diesem Falle entbehrlich erscheint, und ich habe nur noch zu bemerken, dass ich dieses günstige Resultat zum grossen Theil dem Umstande zuschreibe, dass die Pflanze vorher lange Zeit unter

1) Eine derartige Anordnung stellt sich bei der Geocarpie von selbst her (Treviranus, botan. Ztg. 1863. No. 18), und eine Annäherung dazu findet schon statt, wenn sich die jungen Früchte im Schatten der Blätter verbergen, während diese selbst den Lichtstrahlen ausgesetzt sind.

dem Einflusse des Lichtes Nährstoffe assimiliren und ansammeln konnte, um dann im Finstern das Material zur Ausbildung der Inflorescenzen und Früchte in sich selbst vorzufinden.

Wenn die vorstehenden Angaben zeigen, dass Neubildungen, welche gewöhnlich unter dem Einfluss stärkeren oder geschwächten Lichtes stattfinden, auch bei einem solchen Grade von Dunkelheit noch eintreten, welcher das Grünwerden verhindert, so zeigt dagegen folgende Erfahrung, dass die Neubildung von Wurzeln wenigstens in manchen Fällen durch Verdunkelung geradezu begünstigt wird. An völlig etiolirten Keimpflanzen von *Phaseolus*, *Vicia Faba*, an den Knollentrieben von *Helianthus tuberosus* kommen oft hoch über der Erde zahlreiche Adventivwurzeln zum Vorschein, während solche allerdings auch aus den untersten Stammtheilen am Lichte vegetirender Exemplare auftreten, aber nur soweit der Stamm von Erde umgeben ist. Es scheint also nicht die Feuchtigkeit oder überhaupt die Umgebung des Bodens, sondern vielmehr die Dunkelheit begünstigend auf die Neubildung der Nebenwurzeln zu wirken. Viel schlagender trat diese Erscheinung bei *Cactus speciosus* hervor. Ein bisher am Fenster vegetirendes Exemplar mit zwei etwa 10 cm langen Gliedern wurde im Juni 1862 in den dunkeln Schrank gestellt. Es bildeten sich in vier Wochen 4 neue Triebe, deren jeder unter seiner Spitze Adventivwurzeln erzeugte, welche 3—5 mm Länge erreichten, sie kamen, die Rinde durchbohrend, aus dem Gefässbündelkörper horizontal hervor. Als die Pflanze später ans Fenster gestellt wurde, vertrockneten diese Adventivwurzeln, es bildeten sich aber am Lichte zwei neue, grosse, grüne, blattartige Glieder, und als dann die Pflanze im Herbst abermals in den finstern Raum gestellt wurde, bildeten sich unter dem Gipfel der beiden Glieder auch diesmal Adventivwurzeln, bei dem einen Gliede 2 auf der einen, 4 auf der andern flachen Seite; bei dem andern 3 auf der einen, 2 auf der andern. Diese Wurzeln hatten 1—6 mm Länge erreicht, als die Pflanze wieder an das Fenster gestellt wurde, wo sie nun vertrockneten, während die noch grünen Stammglieder weiter fortlebten. Nachdem die Pflanze den Winter am Fenster zugebracht hatte, wurde sie im März 1863 nochmals in den dunkeln Schrank gestellt, wo sie bis Anfang Mai verblieb, es bildeten sich abermals vier neue Sprosse aus den unteren Theilen der älteren Glieder und erreichten 3—5—7—10 cm Länge. Als die Pflanze wieder an das Licht gestellt wurde, waren diesmal keine neu entstandenen Adventivwurzeln zu bemerken und ich glaubte schon meine Erwartung getäuscht zu sehen; als ich aber 10—11 Tage später die Pflanze wieder besah, fand ich, dass an drei der neu entstandenen Sprosse Adventivwurzeln ausgetreten waren, an einem derselben auf Vorder- und Hinterseite je eine, an den beiden grösseren je 2 auf der einen und 1 auf der andern Seite, die zwei benachbarten Wurzeln standen in diesem Falle nicht unter sondern neben einander; im ersten Falle kamen die Adventivwurzeln dicht unter der Stammspitze

hervor, in den beiden andern (7 und 10 cm langen Gliedern) dagegen etwa 2 cm unterhalb der Spitze. Offenbar waren die ersten Anlagen, die eigentlichen Neubildungen dieser Wurzeln, während des Aufenthaltes im Finstern entstanden, aber bei dem Herausstellen der Pflanze noch nicht weit genug ausgebildet, um äusserlich gesehen zu werden. Der zweite Wachsthumssakt, die Streckung, trat dann am Lichte ein. Bei mehreren anderen Exemplaren dieser Kaktusart, von deren einem das genannte abstammte, habe ich binnen zwei Jahren, wo ich sie beobachten konnte, niemals Adventivwurzeln unter der Spitze der Stammglieder oder sonst an oberirdischen Theilen entdecken können. Da nun aber andere Kaktusarten in der milden Beleuchtung der Gewächshäuser Adventivwurzeln bilden, so kann man annehmen, dass auch die von mir benutzte Species eine angeerbte, latente Neigung zur Luftwurzelsbildung besitzt, dass aber diese Neigung erst dann zur That wird, wenn hinreichende Dunkelheit begünstigend hinzutritt. Da der Raum in dem benutzten Schrank weitläufig genug war, auch nicht vollständig hermetisch abgeschlossen werden konnte, da ausserdem die Thüren desselben täglich 1—2 mal geöffnet wurden und da ich endlich die darin kultivirten Pflanzen sehr selten begoss, so konnte sich eine stärkere Luftfeuchtigkeit gewiss nicht anhäufen und sie erreichte keineswegs den Grad wie in Gewächshäusern<sup>1)</sup>; ich sehe daher die Dunkelheit als wichtigste Ursache des eben beschriebenen Erfolges an.

Wo indessen, wie bei dem unterirdischen Wurzelsystem die Neigung zur Neubildung von Wurzeln einmal entschieden angeerbt ist, da wird dieselbe auch durch ziemlich starke Beleuchtung nicht völlig unterdrückt. Bei meinen früheren Versuchen, wo ich Landpflanzen, besonders Mais, *Phaseolus* u. a. in wässerigen Nährstofflösungen vegetiren liess<sup>2)</sup>, wurden die Gefässe, in denen sich die Wurzeln entwickelten, zwar durch verdunkelnde Umhüllungen geschützt, aber eine so vollständige Finsterniss wie sie im Boden herrscht, konnte natürlich nicht erzielt werden, trotzdem bildeten sich überaus zahlreiche Nebenwurzeln. Ob in diesen Fällen eine sehr starke Beleuchtung der Neubildung von Nebenwurzeln entschieden hinderlich sein würde, ist noch weiter zu untersuchen. Ein dickes Rhizom von *Cicuta virosa*, welches ich im Frühjahr 1863 in einem dünnwandigen Glasgefäss unter Wasser aussprossen liess, entwickelte sehr lange und zahlreiche Adventivwurzeln mit sehr vielen Nebenwurzeln, die sich unter dem Einfluss sehr starken Lichtes bildeten, indem das dünnwandige Glasgefäss dicht am Fenster stand und fast täglich während einiger Stunden von der Sonne beschienen wurde.

Diesen noch sehr dürtigen Erfahrungen gegenüber wird man immer noch einstweilen als Prinzip festhalten müssen, dass diejenigen Beleuchtungs-

1) Dieser auch bei den später beschriebenen Pflanzen als dunkler Raum benutzte hölzerne Schrank hat 2,3 m Höhe, 1,56 m Breite und 0,56 m Tiefe.

2) Vergl. meine Abhandl. in der Zeitschr.: „Die landw. Versuchsstationen“ Heft 6 u. 7. 1860 u. 1861.



grade, welche die Neubildungen im normalen Verlaufe der Vegetation treffen, ihnen auch günstig und angemessen sind, denn würde unter gewöhnlichen Verhältnissen eine für die Pflanze wichtige Art von Neubildungen immer wieder unter für sie ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen auftreten, so müsste eine derartige unzweckmässige Anordnung endlich nach hunderten von Generationen die Existenz der Species bedrohen und aus diesem Grunde müssen wir z. B. auch annehmen, dass die unterirdischen Wurzelsysteme in der Finsterniss des Bodens eine günstige Bedingung vorfinden, dass dagegen Wurzeln, welche an beleuchteten Stellen der Pflanze hervorkommen, in dieser Beziehung etwas anders organisirt sein können. Versuche, welche sich immer nur auf einzelne Individuen erstrecken, können wohl zeigen, ob gewisse Bedingungen der Existenz absolut nothwendig oder ganz gleichgültig sind, sie können aber nichts lehren über die blosse Begünstigung einzelner Lebenserscheinungen durch äussere Einflüsse, da sich diese möglicherweise erst in der Folge zahlreicher Generationen bis zu einem bemerklichen Grade steigern kann; und es ist bei derartigen Gelegenheiten eine gewisse Biegsamkeit und Geschmeidigkeit der organischen Bildungsvorgänge in Bezug auf äussere Einflüsse anzuerkennen.

Wahrscheinlich in eine ganz andere Kategorie der Lichtwirkungen als die bisher beobachteten, gehören eine Reihe von Mirbel, Wigand und Wichura gemachter Beobachtungen, die, wie ich glaube, ebenfalls mehr geeignet sind, Fragen anzuregen, als endgültig zu entscheiden.

Nach Wichura<sup>1)</sup> ist es ausnahmslose Regel, dass die beiden gänzlich inkongruenten Hälften der Mooskapsel mit den beiden ungleich beleuchteten Seiten derselben zusammentreffen, während die Ebene, welche die Kapsel in ihre beiden symmetrischen Hälften zerlegt, auf den ungleich beleuchteten Hälften senkrecht steht, also mit dem Strahle des einfallenden Lichtes in ihrer Richtung übereinstimmt. Bei *Buxbaumia* lasse die grosse Steifheit des keine Spur von Drehung verrathenden Stiels die Möglichkeit, dass die Kapseln erst während der Verlängerung ihres Stiels in die ihrem Lichtbedürfniss entsprechende Lage gebracht sein könnten, ausgeschlossen erscheinen, und es bleibe nur die Annahme übrig, „dass sie schon in dem Archegonium so angelegt worden seien, wie wir sie später finden“; überall, auch bei den kleinsten Unregelmässigkeiten der Frucht, sei die Beziehung zu den Gegensätzen von Licht und Schatten erkennbar und an der allgemeinen Gültigkeit des Gesetzes könne daher nicht gezweifelt werden. Sollte nun in der That auch in der frühesten Jugend keine Torsion am Stiele eintreten, was doch wohl nur durch eine weitläufige und schwierige Untersuchung zu entscheiden wäre, so würde man annehmen müssen, dass das einseitig einfallende Licht die Richtungen der Zellwände schon während der ersten Zell-

1) Jahrb. f. wissensch. Botanik, II. 1860. pag. 195.

theilungen bestimmt, um die von Wiedura beschriebene Orientirung der ganzen Organisation ohne nachträgliche Verschiebungen und Drehungen zu Stande zu bringen. Es würde in diesem Falle die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen geradezu orientirend für den ganzen morphologischen Prozess auftreten<sup>1)</sup>.

Nach Wigand<sup>2)</sup> orientiren sich die auf unverrückter Unterlage wachsenden Farn-Prothallien in der Art, dass die vordere Einbuchtung sich von der Lichtquelle abwendet. In Gewächshäusern hatte ich mehrfach Gelegenheit, dies selbst zu sehen. Diese Orientirung kommt dadurch zu Stande, dass das ursprünglich steil aufrecht wachsende oder senkrechte Prothallium sich erst bei der weiteren Ausbildung mit der dem Schatten zugekehrten Fläche, welche die Wurzelhaare trägt, auf den Boden niederlegt<sup>3)</sup>. Aber fraglich bleibt es, wie das Prothallium ursprünglich dazu kommt, eine seiner flachen Seiten dem Licht und eine dem Schatten zuzuwenden; geschieht dies durch eine Torsion der ersten Zellen oder dadurch, dass schon bei den ersten Theilungsvorgängen im Keimschlauch die neuen Wände in bestimmter Orientirung gegen das Licht auftreten? Ein dritter hier in Betracht kommender Punkt scheint aber nicht fraglich, nämlich, dass die Wurzelhaare sich auf der Schattenseite bilden, die erst später zur Unterseite wird; Seite 39 sagt Wigand: „Die Wurzelhaare der Farnvorkeime werden nicht etwa erst durch die Berührung der unteren Fläche mit dem Boden hervorgerufen, sie entspringen als ein dicker, weisser Schopf auf der dem Lichte abgewendeten Seite des Vorkeims, während derselbe noch als spatelförmiger Lappen aufgerichtet steht, und die einzelnen Haare wachsen mit ihren freien Enden senkrecht nach unten, bis sie endlich am Boden anlangen.“ Demnach würde also die Beschattung und nicht die Richtung nach unten massgebend für die Neubildung der Wurzelhaare auf einer der flachen Seiten des Vorkeims sein, und mag die Stellung der Prothallien zum Licht mit oder ohne Torsion zu Stande kommen, so scheint doch die morphologische Differenzirung in Ober- und Unterseite zunächst als eine Folge der vorausgehenden Differenzirung in Licht- und Schattenseite betrachtet werden zu müssen.

Aus Mirbel's Experimenten mit den Brutknospen von *Marchantia polymorpha*<sup>4)</sup> geht hervor, dass beide Seiten derselben ursprünglich gleichwerthig sind, und dass erst dann, wenn zufällig die eine oder die andere

---

1) Dass letzteres bei der Verzweigung des Protonem von *Funaria* und der Sprossbildung von *Marchantia* wirklich der Fall ist, wurde später in Würzburg festgestellt. Zusatz 1892.

2) Botan. Untersuchungen, 1854. pag. 25.

3) Mit der von Wigand gegebenen Erklärung dieses Vorganges bin ich nicht einverstanden.

4) Recherches anat. et physiol. sur le March. polym. in Nouvelles annales du Museum d'hist. nat. 1832. pag. 107.

Seite bei der Aussaat zur Unterseite wird, diese auch zur morphologischen und physiologischen Unterseite sich ausbildet, indem sie Wurzelhaare erzeugt, während die zufällig nach oben gerichtete andere Seite Spaltöffnungen bildet. Als er aber, nachdem binnen 24 Stunden nach der Aussaat die Differenzierung schon eingetreten war, die Brutknospen umkehrte, so entstanden zwar abermals auf der neuen Unterseite (ursprünglichen Oberseite) Wurzelhaare, aber die Brutknospen machten eine starke Krümmung, um ihre ursprüngliche, bei der ersten Aussaat gewonnene Position wenigstens theilweise wieder einzunehmen. Die in den ersten 24 Stunden zur Unterseite gewordene Fläche produzierte dann, als sie durch Umkehrung zur Oberseite gemacht wurde, keine Spaltöffnungen mehr. Bei diesen Versuchen bleibt es leider durchaus zweifelhaft, welchen Antheil man dem Beleuchtungs-Unterschied, der Feuchtigkeits-Differenz und vielleicht der Schwerkraft auf die Differenzierung der beiden ursprünglich gleichwerthigen Seiten zuschreiben muss. Die Analogie mit den Farn-Prothallien würde zunächst die Annahme rechtfertigen, dass die Unterseite als Schattenseite zur Wurzelbildung disponirt wird<sup>1)</sup>.

## 2. Entfaltung (Streckung).

Die auf Zellenwachsthum beruhende Ausdehnung und Entfaltung der Blätter, Internodien und Blüthen ist von der unmittelbaren Einwirkung des Tageslichtes in sehr verschiedener Art abhängig, so dass sich bei dem durch Lichtmangel bewirkten Vergeilen oft eine grosse Verschiedenheit der innern Organisation geltend macht: manche Theile erreichen im Dunklen ihre normalen Dimensionen nicht, andere erfahren ein einseitig übertriebenes Wachsthum, manche verderben im Finstern bevor sie sich entfalten, und endlich giebt es solche Organe, die sich in tiefer Finsterniss so entwickeln, dass man sie von den im Freien entfalteten kaum unterscheiden kann, während gleichzeitig andere Theil derselben Pflanze in Form und Farbe etiolirt sind, so dass es oft in überraschender Weise hervortritt, wie die verschiedenen Organe einer und derselben Pflanze von demselben Grade der Dunkelheit und des Lichtes in ganz verschiedner Weise beeinflusst werden; aber auch die gleichnamigen Organe verschiedener Pflanzen zeigen oft ganz entgegengesetzte Abhängigkeits-Verhältnisse.

Eingehendere Untersuchungen über die Wirkungen des Tageslichtes auf die Entfaltung verschiedener Pflanzentheile werden natürlich auch die feineren Nüancirungen der Lichtintensitäten messen, die verschiedenen Bestandtheile desselben nach Brechbarkeit, Färbung, chemischer und erwärmen-

---

<sup>1)</sup> Betreffs dieser auf den letzten Seiten angeregten Fragen verweise ich auf meine spätere Abhandlung „Ueber orthotrope und plagiotope Pflanzen-Theile“ vom Jahr 1879. Arbeiten des bot. Instit. II. p. 226 ff. Zusatz 1892.



der Kraft einzeln in Rechnung ziehen müssen; hier jedoch beschränke ich mich darauf, den Einfluss des Tageslichtes auf möglichst verschiedene Wachstums-Erscheinungen in seiner Gesamtwirkung kennen zu lernen, wodurch die angeregten Fragen allerdings zu keiner abschliessenden Beantwortung gelangen, indem ich hier überall nur den Gegensatz zwischen gewöhnlichem Tageslicht und starkem Verdunkelungsgrade in Betracht ziehe. Es ist noch besonders hervorzuheben, dass ich im Folgenden unter Finsterniss keineswegs einen absoluten Abschluss alles Lichtes im strengsten Sinne verstehe, da die Herstellung eines absolut finsternen Raumes, der zugleich den nöthigen Luftwechsel und tägliche Beobachtungen gestattet, kaum zu erreichen sein dürfte, auch ist für die Art, wie ich mir die Fragen zurecht gelegt habe, die Herstellung absolut finsterner Räume ganz überflüssig, um die Wirkung des Tageslichtes auf die Entfaltung kennen zu lernen. Die Abhängigkeit der grünen Färbung der meisten Pflanzen von dem Einfluss des Tageslichtes kann nämlich als Massstab für die Abhängigkeit anderer Vegetations-Erscheinungen vom Lichte dienen. Das Nichtzustandekommen der grünen Färbung des Chlorophylls bei hinreichend hoher Lufttemperatur ist bei den im Folgenden angeführten Pflanzen immer das Zeichen einer starken Verdunkelung, aber keineswegs einer absoluten Finsterniss, das Weissbleiben der Internodien und Blattstiele, die gelbe Färbung der im Finstern entwickelten Blätter tritt aber gewöhnlich gleichzeitig mit auffallenden Abnormitäten in der Entfaltung der Blätter, Internodien und Blüthen auf, wodurch die im Finstern entwickelten Theile überhaupt einen andern Habitus erhalten, den man als das Vergeilen, Verschnaken oder Etioliren bezeichnet. Man kann daher, um die Wirkung des Tageslichtes auf die Entfaltung verschiedener Pflanzentheile in seinen allgemeinsten Zügen kennen zu lernen, die betreffenden Fragen einfach so stellen, dass man sagt: Wie verhalten sich bestimmte Organe bei etiolirten oder vergeilten Pflanzen? Und indem man das Nichtzustandekommen<sup>1)</sup> der grünen Färbung bei gewissen nicht näher bezeichneten Dunkelheitsgraden gewissermassen als ein in der Pflanze selbst liegendes Maass betrachtet, gewinnt man eine vorläufig genügende Form für die Darstellung der Thatfachen, indem man sagt, diese oder jene Wachstums-Erscheinung tritt ein, wenn die Dunkelheit hinreichend tief ist, um die Bildung der grünen Farbe bei dieser betreffenden Pflanze zu verhindern, wobei natürlich vorausgesetzt wird, dass auch die übrigen Bedingungen der Vegetation, als Temperatur, nahrhafte Beschaffenheit und hinreichende Quantität der Erde, hinreichende, aber nicht übertriebene Feuchtigkeit und genügende Erneuerung der Atmosphäre erfüllt sind. Unter dieser Bedingung sind die

---

1) Dies gilt zunächst noch nicht für die Moose, Farn und Koniferenkeime, worüber zu vergl. De Candolle, Phys. übers. von Röper, II. p. 705, und Flora 1862. p. 186.

abnormen Erscheinungen der im Finstern entwickelten Pflanzen auf Rechnung des Lichtmangels zu setzen, ohne dass dadurch der Anspruch erhoben würde, über den Grad der Dunkelheit oder über die erwärmende Eigenschaft des Tageslichtes oder über die verschiedene Wirkung seiner einzelnen Bestandtheile auf die Pflanzen etwas auszusagen. Ich brauche aber deswegen den Ausdruck „Tageslicht“, um sogleich die Gesamtheit dieser Wirkungen zu bezeichnen. Möglich ist es und sogar wahrscheinlich, dass die normale Entfaltung und Färbung der verschiedenen Pflanzentheile am Lichte durch die verschiedenen einzelnen Wirkungen des Tageslichtes in ganz verschiedener Weise beeinflusst wird, worüber natürlich eine blosse Verdunkelung und das Studium der etiolirten Pflanzen keine Auskunft giebt. — Dies zur Bezeichnung des Standpunktes, der mir für die Beurtheilung des Werthes derartiger Untersuchungen nothwendig zu sein scheint. Bei meinen Versuchen, welche im Laufe mehrerer Jahre gemacht wurden, legte ich die angegebene Vorstellungsweise zu Grunde, ich liess die zu beobachtenden Pflanzen in Blumentöpfen von hinreichender Grösse in guter Gartenerde wachsen; die einen gewöhnlich am Fenster, manchmal im Freien, die andern wurden verfinstert, indem ich je nach Umständen einen glockenförmigen Recipienten von Pappdeckel überstürzte oder die Pflanzen in hölzerne Kästen stellte, welche täglich geöffnet wurden, um jene zu besichtigen und zugleich frische Luft zuzulassen. Diese Mittel reichen bei den von mir untersuchten mono- und dikotylen Pflanzen hin, um die Entstehung des grünen Farbstoffes zu hindern und das eigenthümliche Aussehen vergeilter Pflanzen im höchsten Grade hervorzurufen. Auf solche vergeilte Pflanzen beziehen sich meine Angaben, wobei von absoluter Finsterniss nicht die Rede ist. Bei vielen Erscheinungen bedarf es aber nicht einmal so starker Verdunkelung, um den Einfluss des Lichtmangels auf die Entfaltung bemerklich zu machen, für ein geübteres Auge zeigen schon die dicht am Fenster erzogenen Pflanzen, die ja doch nur einen Theil, höchstens die Hälfte des leuchtenden Himmels geniessen, die Zeichen des partiellen Lichtmangels und bei dem Wachsthum an der Hinterwand eines Wohnzimmers, wo die Beleuchtung natürlich eine noch viel mangelhaftere ist, treten auch die Erscheinungen des Etiollements noch viel stärker hervor, wenn auch die grüne Färbung dabei noch erreicht wird <sup>1)</sup>).

Die älteren Physiologen, welche sich mit etiolirten Pflanzen beschäftigten, wendeten ihre Aufmerksamkeit vorzugsweise den Bedingungen der Chlorophyllbildung zu, weniger der Entfaltungsweise und den Grössenverhältnissen der im Finstern erwachsenen und vergeilten Organe. Bonnet <sup>2)</sup>), der zuerst

<sup>1)</sup> Vergl. Botan. Ztg. 1862. No. 44.

<sup>2)</sup> Bonnet: usage des feuilles. Goettingue et Leide 1754, p. 209. Die von A. v. Humboldt hervorgehobene Stelle des Aristoteles, wonach dieser die Abhängigkeit der grünen Farbe vom Lichte schon gekannt haben sollte, bezieht sich nur auf Sachs, Gesammelte Abhandlungen. I.

durch Experimente bewies, dass die als Etiolement längst bekannte Erscheinung durch Lichtmangel bewirkt wird, schrieb, auf seine Beobachtungen an Bohnen, Erbsen und Rebzweigen gestützt, den vergeilten Pflanzen kleine Blätter und lange fadenförmige Stiele zu, was für die von ihm untersuchten Pflanzen allerdings richtig ist, aber nicht als allgemeine Regel gilt, denn ich werde zeigen, dass in vielen Fällen die Blätter im Finstern länger werden und in manchen Fällen dagegen die Internodien keine Verlängerung erleiden. Du Hamel wiederholt nur Bonnet's Angaben und spricht sich über Grösse, Form und Entfaltungsweise etiolirter Pflanzentheile gar nicht aus<sup>1)</sup>. Senebier versuchte eine Definition des Etiolements zu geben, die indessen verunglückt ist, wie überhaupt sein weitläufiges Kapitel über diesen Gegenstand an unbegreiflicher Kritiklosigkeit und Widersprüchen leidet. Senebier schreibt den etiolirten Pflanzen überhaupt nur eine gelbliche Farbe zu, während schon Bonnet die etiolirten Stengel ganz richtig als weiss bezeichnet hatte<sup>2)</sup>, sie machen sich nach ihm bemerklich durch die ausserordentliche Verlängerung ihrer Stengel und Kleinheit ihrer Blätter, was, wie schon erwähnt, durchaus nicht allgemein richtig ist. Gut ist dagegen seine Bemerkung, dass die etiolirten Pflanzen mehr oder minder rasch verderben, worauf ich im letzten Abschnitte zurückkomme<sup>3)</sup>. Er führt dann, ohne die Quelle genauer zu citiren, Meese's Beobachtungen an<sup>4)</sup>, wonach auch die Wasserpflanzen im Finstern etioliren, dass die Blüthen im Finstern sich eher öffnen und eher zu Grunde gehen als am Lichte, was ich nicht bestätigen kann, dass ferner

---

den Mangel des Chlorophylls an unterirdischen Theilen, nicht aber auf etiolirte Pflanzen (Usteri's Annalen der Botanik, Bd. I. (1792) 3. Stück p. 236 f.). Senebier hat also Unrecht zu sagen: „Ce phénomène (l'étiollement) avait été observé par Aristote, comme Humboldt l'apprend“, worauf er die Stelle selbst citirt (Senebier Phys. végét. IV. p. 265).

1) Physic. des arbres. Paris 1758. II. 155.

2) Bonnet a. a. O.: On dit en terme de jardinage, qu'une plante s'étirole quand elle pousse des tiges longues éfilées, d'un blanc éclatant, terminées par de très petites feuilles assez mal façonnées d'un vert pale.

3) Falsch ist auch in ihrer hingestellten Allgemeinheit die von anderen Schriftstellern wiederholte Bemerkung Senebier's pag. 267, dass die grünen ins Finstere gestellten Pflanzen zwar etiolirte Sprosse treiben, aber ihre bereits grünen Blätter grün abfallen lassen, letzteres findet in manchen Fällen wirklich statt, gewöhnlich werden aber die grünen Blätter, wenn die Pflanzen ins Finstere kommen, gelb, indem Chlorophyll und Stärke aus den Zellen verschwinden und gelbe fettglänzende Körnchen übrig bleiben, wie bei der herbstlichen Entleerung der Blätter, z. B. Brassica, Cheiranthus, Tropaeolum.

4) Senebier a. a. O. p. 268. Die Worte: que les plantes trop jeunes mises dans les ténèbres ne poussent plus finden im letzten Abschnitt ihre Erledigung, die Bemerkung: que les jeunes plantes à feuilles séminales y (dans l'obscurité) végètent mieux que les autres, ist, soweit sie einen bestimmten Sinu hat, falsch, wie aus meinen Angaben hervorgehen wird, auch die Angabe, dass das Etiolement besonders in den ersten Tagen sich geltend mache und dass im Finstern gekeimte Pflanzen daselbst länger leben als grüne, ins Finstere gestellte, entbehrt aller Begründung.



die noch geschlossen ins Finstere gebrachten Blüthen sich daselbst nur selten öffnen, worüber ich unten Genaueres mittheilen werde. Er, Senebier, habe an einem dunklen Orte kleine Tulpen mit so lebhafter Färbung wie am Lichte wachsen sehen, er giebt aber nicht an, ob die Laubblätter gleichzeitig etiolirt waren, wodurch die Bemerkung erst einigen Werth bekommen könnte, auch ist über Grösse und Entfaltung der Blüthe nichts gesagt. Mecse habe ferner entdeckt, dass die Fruktifikation im Finstern unvollkommen bleibt, was, wie meine Angaben über *Nicotiana* im ersten Abschnitte zeigen, nicht überall richtig ist. Senebier giebt ferner an, er selbst habe die Blüthen von *Phaseolus* (*Haricot*), welche bereit waren, sich zu öffnen, nach dem Einstellen ins Finstere abfallen sehen (was, wie ich finde, ebenfalls nicht immer geschieht), die Hülsen bildeten sich bei schon entfalteten Blüthen, aber sie fielen bald ab. Die eingeschobene Bemerkung Senebier's: *sans doute parcequ'elles étaient fécondées*, zeigt, dass er die Befruchtung im Finstern für unmöglich hielt, worüber mein Versuch mit *Nicotiana* ebenfalls das Gegentheil lehrt. Die weiteren Bemerkungen Senebier's über etiolirte Pflanzen beziehen sich nicht unmittelbar auf mein Thema und brauchen hier nicht erwähnt zu werden. Nicht gerade viel besser sind Göthe's Bemerkungen in seiner Farbenlehre über die Gestaltung etiolirter Pflanzen. Es ist Folgendes<sup>1)</sup>: „Die im Finstern aus Samen erzogenen Pflanzen sind weiss oder ins Gelbe ziehend. Das Licht hingegen, indem es auf ihre Farben wirkt, wirkt zugleich auf ihre Form. Die Pflanzen, die im Finstern wachsen, setzen sich von Knoten zu Knoten zwar lange fort, aber die Stengel zwischen zwei Knoten sind länger als billig; keine Seitenzweige werden erzeugt und die Metamorphose der Pflanzen hat nicht statt (diese beiden Sätze sind durchaus unrichtig). Das Licht versetzt sie dagegen sogleich in einen thätigen Zustand u. s. w.“

De Candolle's Angaben über Gestalt und Entfaltung etiolirter Pflanzen, wenn er überhaupt derartige Angaben gemacht hat, sind mir leider unbekannt, indem es mir nicht gelang, den dritten Band (*épirréologie*) seiner Physiologie zu bekommen; dieser Band fehlt bei der Röper'schen Uebersetzung. In den neueren Lehrbüchern der Pflanzen-Physiologie finde ich nichts über den hier zu behandelnden Gegenstand erwähnt.

#### A. Entfaltung etiolirter Laubblätter.

Im normalen Verlauf der Vegetation treten die jungen Blätter bald in einer späteren, bald in einer früheren Periode ihrer Entwicklung aus der Knospenumhüllung und der damit verbundenen Verdunkelung hervor, um dann am vollen Tageslichte ihre weitere Entfaltung zu erfahren. Das

<sup>1)</sup> Göthe's sämtliche Werke. Cotta'sche Ausgabe, 1858, Bd. 37, p. 202.

Erstere ist in ausgesprochenster Weise der Fall bei den Scheidenblättern, besonders dann, wenn die dazwischen liegenden Internodien sich langsam, spät oder gar nicht strecken, wofür sich bei den Gramineen, Liliaceen und Irideen Beispiele finden. Bei den Blättern dagegen, deren Stiel und Lamina scharf getrennt sind, deren Internodien rasch in Streckung übergehen, so dass die älteren Blätter tief unter die jungen zu stehen kommen, wie bei *Phaseolus*, *Cucurbita*, *Bryonia*, *Humulus*, *Tropaeolum* u. s. w. werden die noch sehr jungen Laubblätter in früher Jugend ans Licht gebracht und von der Beschattung durch die älteren befreit. Nach meinen Beobachtungen an etiolirten Pflanzen dürfte sich nun die Annahme im Allgemeinen rechtfertigen, dass die Laubblätter in dem Zustande, in welchem sie bei normaler Entfaltung ans Licht hervortreten, auch darauf angewiesen sind, den Einfluss des Tageslichtes zu ihrer nunmehrigen, weiteren Entfaltung zu benutzen, dass sie dagegen, wenn sie aus ihrer Knospenlage hervortretend, von Finsterniss umgeben bleiben und vergeilen, ihre Knospenlage nicht vollständig verlassen, sondern mehr oder weniger den Entfaltungsgrad beibehalten, den sie zu der Zeit erreicht hatten, wo sie im normalen Verlauf hätten ans Licht kommen sollen. In Bezug auf die Grössen-Zunahme aber scheinen solche Blätter, welche im normalen Verlauf ohnehin im Dunkeln, d. h. unter der Umhüllung der älteren Blätter sich stark verlängern, durch das Etiollement zu noch stärkerer Verlängerung getrieben zu werden, dagegen hört das Wachsthum rasch auf bei solchen Blättern, welche im normalen Verlaufe früh ans Licht hervortreten, um dann noch lange fortzuwachsen. Solche Blätter bleiben gewöhnlich bei dem Etioliren viel kleiner, sie erreichen ungefähr die Grösse, welche sie sonst bei dem Austritt aus der Knospe haben, oder sie überschreiten diese Grösse nur wenig. Es giebt also Blätter, welche bei vergeilten Pflanzen länger werden, und solche, welche bei weitem kleiner bleiben als am Lichte, in beiden Fällen aber behalten sie ihre Knospenlage im Finstern mehr oder weniger bei, und es geht daraus hervor, dass das Tageslicht die Grösse, Ausbreitung und Befreiung von der Knospenlage wesentlich bestimmt, indem es das Wachsthum der Zellen in verschiedenen Richtungen und in verschiedenem Sinne fördert oder hindert und in harmonischer Weise regelt.

a) Bei *Zea*, *Triticum*, *Crocus*, *Iris*, *Hyacinthus*, *Tulipa*, *Allium Cepa*, mit denen ich Versuche machte, sind die Blätter schon weit herangewachsen, wenn ihre Spitze aus den umhüllenden Scheiden hervor an das Tageslicht zu treten beginnt, die weitere Streckung findet dann vorzugsweise an den unteren noch verhüllten Theilen statt, so dass also das Längenwachsthum in diesem Falle, auch wenn die Pflanze im Freien steht, doch faktisch im Finstern stattfindet, wie schon die unteren theilweise etiolirten Theile solcher Blätter zeigen; erst die an das Licht gebrachten oberen Theile breiten sich vollständig aus, so dass die definitive Breite und Flächenbildung von dem

Einfluss des Lichtes bestimmt wird. Danach richtet sich nun das Verhalten solcher Blätter im etiolirten Zustande. Lässt man die genannten Pflanzen im Finstern wachsen, so wird dadurch die Längenstreckung der Blätter befördert, die Ausbreitung der hervorgeschobenen Lamina aber gehindert; solche etiolirte Blätter sind einerseits zu lang, andererseits fehlt ihnen die definitive Form; so z. B. wurden die gelben etiolirten Blätter von *Crocus vernus* bis 30 cm hoch, während die gleichzeitig am Fenster erwachsenen grünen kaum 10 cm Höhe erreichten, jene hatten aber kaum ein Drittel von der Breite der letzteren; als die vergeilten Pflanzen ans Fenster gestellt wurden, nahmen die ergrünenden Blätter in einigen Tagen ihre normale Breite an. Die gelblich weissen Blätter einer im Finstern ausgetriebenen blühenden Hyacinthe erreichten eine Maximal-Länge von 50 cm, d. h. ungefähr das Doppelte derer am Fenster, aber sie breiteten sich nicht wie diese flach aus, sondern die beiden seitlichen Längshälften der Lamina waren nach vorn zusammengeslagen, und bei einigen in dem Grade, dass die Lamina eine vollständige Röhre, die Oberseite nach innen gekehrt, darstellte. Ganz ähnlich verhalten sich die vergeilten Blätter von *Tulipa Gesneriana*. Die vergeilten Blätter von *Iris pumila* werden ebenfalls länger, bleiben aber auch schmaler als die grünen am Lichte. In etwas anderer Art macht sich das angedeutete Gesetz bei *Allium Cepa* geltend; die im Finstern zahlreich aus der Zwiebel getriebenen gelben Blätter werden bedeutend länger als am Lichte, aber die Ausdehnung in der Peripherie unterbleibt, die etiolirten Blätter sind in diesem Falle nicht bloss schmaler, sondern auch dünner, sie werden daher auch nicht hohl, sondern bleiben von farblosem Parenchym erfüllt, behalten also auch in dieser Beziehung den Knospenzustand.

Die Blätter von *Tragopogon porrifolius* verhalten sich ihrer Form und Knospenlage entsprechend, denen der genannten Monokotylen ähnlich, die im Finstern erwachsenen Blätter aus überwinterten Wurzelstöcken erreichen im völlig etiolirten Zustande die Länge der grünen im Freien erwachsenen.

β) Die Blätter von *Phaseolus*, *Tropaeolum*, *Humulus*, *Bryonia*, *Solanum* sind noch sehr klein und zart, wenn sie auf die Oberfläche der Knospe hervortreten und dem Lichte ausgesetzt werden, indem die älteren bei rascher Verlängerung der Internodien zurückweichen, um selbst erst langsam heranzuwachsen und das Vielfache derjenigen Grösse zu erreichen, die sie bei dem ersten Hervortreten ans Tageslicht erlangt hatten. So sind z. B. die Blätter von *Humulus Lupulus* etwa 10—15 mm lang, wenn sie aus der Knospe an das Licht kommen, unter dessen Einfluss der Mittelnerv 80—90 mm Länge erreicht (bei den Frühjahrstrieben); im Finstern erwachsene Sprosse mit völlig weissen Stammgliedern entwickeln ihre gelben Blätter bis 10—12 mm Länge, dann hören sie auf, sich im Finstern zu vergrössern; stellt man aber die vergeilte Pflanze ans Fenster, so tritt neben dem Grünwerden auch eine rasche Vergrösserung der Blätter ein. Eine Rübe von *Bryonia dioica* ent-



wickelte im Finstern 6 Sprosse (von 15 cm, 29 cm, 180 cm, 195 cm, 235 cm, 245 cm Länge), welche zusammen 82 Laubblätter und zahlreiche lange Ranken trugen, welche letzteren, obwohl im Finstern entwickelt, dennoch reizbar waren und sich um verschiedene ihnen dargebotene Stützen festwandten. Die hellgelben Blattspreiten erreichten 16—19 mm Länge am Medianus und 15—17 mm Breite, sie waren nach oben konvex, die Lappen abwärts eingekrümmt. Die im Freien entwickelten Blätter sind 15—25 mm lang, 18—20 mm breit, wenn sie auf die Oberfläche der Knospe hervortreten, erreichen dann aber eine Länge des Mittelnerven von 50—60 und mehr mm. Als die etiolirte Pflanze an das Fenster gestellt wurde, verdarben ihre ältesten Blätter, da sie dem Einfluss der Finsterniss zu lange ausgesetzt waren; die mittleren wurden schmutzig grün und wuchsen wenig, die jüngeren aber schon 5—6 Internodien von der Knospe entfernten wuchsen, indem sie grün wurden, binnen 10 Tagen (24. März bis 4. April) zu 40—42 mm Mittelnervenzlänge und 50—52 mm Breite heran, während die etiolirten Blattstiele dabei um mehr als das Doppelte sich verlängerten.

Die beiden ersten Laubblätter völlig vergeilter Keimpflanzen von *Tropaeolum majus* erreichten einen mittleren Durchmesser von 12 mm, während die Längshälften der beiden Laminae ihre Knospenlage behielten; gleichzeitig erreichten die nämlichen Blätter einer an der Hinterwand des Zimmers 12 Fuss von den Fenstern entfernt erwachsenen Keimpflanze den mittleren Durchmesser von 22 mm, indem sie sich vollständig ausbreiteten und grün wurden. Ein weiteres Wachsthum trat nicht mehr ein. Bei einer dritten am Fenster in gleichem Topf und gleicher Erde erwachsenen Pflanze erreichten die homologen Blätter einen mittleren Durchmesser von 45 mm bei sattgrüner Färbung, obwohl die Temperatur für die beiden ersten Pflanzen bedeutend günstiger war. Die Länge der zu diesen Blättern gehörigen Stiele war bei den etiolirten 120 und 130 mm, bei den halb etiolirten an der Wand 95 und 120 mm, bei den am Fenster 130 mm; der Wachsthum-Unterschied an den Stielen machte sich also bei weitem weniger bemerklich als an den Spreiten; die etiolirte und halb etiolirte Pflanze gingen, nachdem sie die genannten Dimensionen erreicht hatten, ein.

Von zwei gleichzeitig keimenden *Phaseolus multiflorus* hatte die Lamina der eben über den Boden hervortretenden Primordialblätter 15—16 mm Länge, bei der einen am Fenster weiter entwickelten erreichten diese Blätter 62 und 64 mm Länge des Mittelnerven, während bei der im Finstern wachsenden die beiden Mittelnerven nur 33 und 36 mm erreichten und dann aufhörten zu wachsen. Die grösste Breite der grünen betrug 55 und 65 mm, die etiolirten 28 und 34 mm. Die gelben etiolirten Blattspreiten behielten immerfort ihre Knospenlage, mit den beiden Seitenhälften nach oben zusammengeschlagen, es war also im Finstern allerdings ein Wachsthum der Blattspreiten eingetreten, aber doch ein im Vergleich zum Licht sehr mangelhaftes.

Die etiolirten Blattstiele hatten 43 und 72 mm Länge, die am Lichte 18 und 28 mm erreicht.

Kartoffelknollen hatten im Finstern vom 1. März bis 23. April völlig etiolirte Sprosse mit weissen, stellenweise röthlichen Internodien und dunkel-violetten Blättchen gebildet. Die Triebe waren 15—20 cm hoch und die grössten Blättchen 5—6 mm lang. Am 23. April setzte ich die eine Pflanze an ein Südfenster. Am 13. Mai hatten sich am Gipfel der anfangs etiolirten Triebe 5—6 grüne Blätter entfaltet; bei der im Finstern gebliebenen Pflanze dagegen waren die Sprosse zwar länger und dicker geworden als am Lichte, aber die Knospe hatte noch ihre nickende Stellung, wie es sonst nur so lange geschieht, bis die Spitze über den Boden hervorgetreten ist. Das erste mit 3 Paar Seitenlappen versehene Blatt des stärksten etiolirten Sprosses hatte 13 mm Länge, das erste homologe Laubblatt am Lichte dagegen 61 mm. Die violetten kleinen Blättchen der etiolirten Triebe waren, obgleich 8—10 cm von der Knospe entfernt, noch in der Knospenlage zusammengefaltet, die entsprechenden grünen ausgebreitet, ihre Fläche mindestens 20 mal so gross als bei jenen. Die mittlere Temperatur war in beiden Fällen ziemlich dieselbe, da der als finstere Raum benutzte Schrank in demselben Zimmer stand, dessen Fenster im andern Falle als Lichtquelle diente.

Eine verhältnissmässig bedeutende Grösse erreichen die Blätter im Finstern austreibender Rüben von *Beta vulgaris*. Bei zwei in den Schrank gestellten hatten die ersten Blätter von völlig gelber Färbung ihre Lamina bis 11 und 12 cm Länge und 4—5 cm Breite entwickelt; die Seitenhälften blieben nach unten eingerollt, dem Knospenzustande grüner Blätter entsprechend. Eine dieser Pflanzen wurde am 14. April an das Fenster gestellt, wo die Blätter ergrüntem, und bis zum 11. Mai erreichten die Spreiten 15 und 17 cm Länge bei 6 und 7 cm Breite, indem sie sich zugleich vollständig ausbreiteten. Die entsprechenden Blätter der im Finstern gebliebenen Pflanze waren unterdessen eingegangen, ohne merklich an Grösse und Entfaltung zuzunehmen. Der Gegensatz zwischen dem Gewebe des Mittelnerven und der Lamina in der Abhängigkeit vom Lichte macht sich bei diesen Blättern dadurch geltend, dass der Mittelnerv nach oben konvex gekrümmt wird, indem er stärker wächst, während die vergeilte Blattspreite in der Entwicklung zurückbleibt.

Den Laubblättern ähnlich verhalten sich die Kotyledonen, welche dazu bestimmt sind, sich am Lichte in grüne Blätter umzuwandeln. Bei den vergeilten Keimpflanzen von *Mirabilis Jalappa* behalten sie lange, nachdem sie über den Boden emporgehoben sind, ihre eigenthümliche Knospenlage, welche sie zu der Zeit haben, wo sie bei normaler Keimung eben über den Boden emportreten, die Lamina erreicht 5—6 mm Länge und 10—15 mm Breite, während sie im freien Lande auf ebenso gutem Boden 35—40 mm Länge und 55—65 mm Breite erreicht; die weissen Stiele etiolirter Kotyledonen wurden 4—5, die grünen 6—7 cm lang. Aehnlich verhalten sich

die Kotyledonen der Brassica-Arten. Bei *Polygonum Fagopyrum* bleiben die Kotyledonen um einander gewickelt und sie verlassen bei der Keimung im Finstern diesen Zustand niemals, während sie sich bei normaler Keimung, sobald sie über den Boden hervortreten, rasch ausbreiten. Die Kotyledonen von *Cucurbita* und *Helianthus annuus* bleiben mit ihren oberen Flächen lange Zeit zusammengelegt, ihrer Lage im Samen entsprechend, erst sehr spät breiten sie sich aus, erreichen aber nur einen verhältnissmässig kleinen Theil ihrer normalen Flächenausdehnung. In allen diesen Fällen sind die Kotyledonen intensiv gelb gefärbt.

Dem aufgestellten allgemeinen Gesetz scheinen auch die Farnwedel zu entsprechen. Ein Stock von *Pteris chrysocarpa* wurde seiner sämtlichen Wedel beraubt und in einem dunklen Winkel stehend mit einem Recipienten von blauem dickem Aktendeckel bedeckt; eine Vorrichtung, welche jederzeit genügte, um bei allen bisher genannten Pflanzen die Bildung des grünen Farbstoffes zu verhindern und vollständiges Etiollement zu erzeugen. Aus der unter der Erde verborgenen Knospe wuchsen drei Wedel von 15—9—4 cm Höhe hervor, welche eine ziemlich intensive grüne Färbung zeigten, was mit einer oben citirten Angabe De Candolle's übereinstimmt. Die Spreite der Wedel behielt ihre Knospelage vollständig bei und die Aufrollung trat nicht ein; die Wedel verdarben später<sup>1)</sup>.

### B. Streckung der etiolirten Internodien.

Auch bei den Stengelgliedern scheint sich die grössere oder geringere Streckung, welche sie im Finstern erfahren, danach zu richten, ob im normalen Verlaufe die Streckung im Dunkel schützender Umhüllungen oder ob sie unter dem ungeschwächten Einfluss des Tageslichtes erfolgt. Es scheint, dass bei denen der ersten Kategorie die gesteigerte und länger dauernde Dunkelheit eine übertriebene Verlängerung der Internodien erzeugt, während sie im anderen Falle die normale Verlängerung weder wesentlich steigert, noch hindert. Der Unterschied lässt sich aber noch in einer anderen Weise fassen, wie aus dem Folgenden erhellt:

α) Internodien mit stark ausgeprägter Neigung zur Längendehnung, welche im normalen Verlaufe der Vegetation unter verdunkelnden Umhüllungen erfolgt und durch gesteigerte und verlängerte Dunkelheit noch gefördert wird. Dieser Fall macht sich entschieden geltend bei den ersten Stammgliedern der Keimpflanzen und Knollentriebe und hat hier offenbar

---

<sup>1)</sup> Ich habe mich später überzeugt, dass sich viele andere Farne ebenso verhalten, dass sie also ähnlich wie die Kotyledonen der Koniferen im Finstern Chlorophyll bilden, welche letztere Thatsache ich schon früher aufgefunden hatte. — Lässt man dagegen Equiseten-Rhizome im Finstern austreiben, so erzeugen sie keinen grünen Farbstoff. Zusatz 1892.



eine wichtige Bedeutung für das Wachsthum der Pflanze überhaupt. Die Fähigkeit, sich bei dauernder Dunkelheit lange Zeit hindurch stark zu verlängern, gewährt dem Keimstamme die Möglichkeit, trotz tiefer Bedeckung mit Erde und beschattender Umgebung dennoch endlich die Blattknospe an das Tageslicht emporzuheben, um die Blätter einer hinreichenden Beleuchtung zugänglich zu machen. Andererseits hört dagegen die Verlängerung bei starkem Lichteinfluss bald auf, wodurch ein festerer Unterbau für die Pflanze gewonnen wird.

Das hypokotyle Stengelglied der vergeilten Keimpflanzen von *Polygonum Fagopyrum* kann eine Höhe von 35—40 cm erreichen, während es im Freien bei gleicher Bedeckung mit Erde (etwa 1 cm hoch), wo der obere Theil sehr bald an das Licht kommt, nur 2—3 cm hoch wird; ist die Bedeckung mit Erde tiefer, so dauert auch die Verlängerung des Stammtheiles länger und hört erst auf, wenn die Kotyledonen an das Licht emporgehoben sind, wo sie sich zu grünen Blättern entfalten. Wird der schon über den Boden erhobene Gipfel der Keimpflanze durch andere benachbarte Pflanzen beschattet, so verlängert sich das hypokotyle Glied ebenfalls. Dasselbe geschieht im Schatten eines Zimmers, wo 12 Fuss vom Fenster entfernt noch eine Höhe von 15 cm erreicht wurde<sup>1)</sup>.

Das hypokotyle Stengelglied von *Cucurbita Pepo* erreicht bei vergeilten Keimpflanzen eine Länge von 40—50 cm über dem Boden. Im Freien nur 3—4 cm; im Schatten an der Hinterwand des Zimmers nahm es die Länge von 15 cm an. Bei *Brassica Napus* steigt das etiolirte Keimstengelchen, welches die Kotyledonen trägt, bis 16 cm empor, während es sich im Freien auf 2—3 cm erhebt. Bei *Phaseolus multiflorus* und *Tropaeolum maius*, wo die Kotyledonen bloss als Nahrungsbehälter dienen, hat auch das sie tragende Stammglied keine Neigung zu stärkerer Streckung, dieselbe ist aber dem zweiten Gliede, welches die ersten Laubblätter trägt, vorbehalten, um diese rasch dem Lichte zuzuführen, während die Kotyledonen unter der Erde bleiben. Dieses epikotyle Glied erreicht bei *Tropaeolum majus* im Finstern über 20 cm Höhe, im diffusen Lichte des Zimmers 7—8 cm, vor dem Fenster etwa 3 cm. Bei *Phaseolus multiflorus* erheben sich die vergeilten Primordialblätter auf einem Internodium, welches nicht selten 30 und mehr cm Höhe erreicht. Am Fenster erwachsen, verlängert es sich nur auf 3—5 cm über dem Boden.

In allen diesen Fällen geschieht die erste Verlängerung des Keimstammes auch unter normalen Verhältnissen im Finstern: unter der Erde. Das betreffende Stammglied ist, so lange es innerhalb des Bodens empor-

---

<sup>1)</sup> Ueber die Abnahme der Helligkeit im Inneren eines Zimmers (vom Fenster aus) vergleiche die treffliche Abhandlung von Detlefsen in: Arbeiten des bot. Instituts Würzburg, Bd. III, p. 88 (1884). Zusatz 1892.

steigt, so gekrümmt, dass die Knospe nickend abwärts hängt, während der konvexe Theil der Krümmung den Boden aufwärts wachsend durchstösst; der untere Schenkel des gekrümmten Gliedes verlängert sich so lange, bis die nickende Knospe über dem Boden emporgestiegen ist; kommt sie hier an das Licht, so richtet sie sich auf, während die Blätter sich ausbreiten, kommt sie dagegen über den Boden emporsteigend in den finsternen Raum, so behält sie noch lange Zeit ihre nickende Stellung bei, während die Blätter klein und gelb bleiben und das Stammglied fortfährt, sich zu verlängern, gerade so, als ob die Plumula noch immer durch überliegende Bodenschichten hindurchzuwachsen hätte.

Bei *Hyacinthus orientalis*, *Tulipa Gesneriana* und *Iris pumila* erhebt sich der weisse Blüthenschaft im Finstern doppelt bis dreimal so hoch als am Lichte, die Verlängerung dauert an den unteren Theilen des Schaftes fort, welche auch bei normaler Vegetation durch die umgebenden Blattscheiden ziemlich stark verdunkelt sind, und erfolgt das Austreiben in einem finsternen Raume, so steigert sich auch die Verlängerung.

Bei *Crocus vernus* ist es der untere Theil der Perigonröhre, welcher sich im Finstern um das Doppelte bis Dreifache seiner normalen Höhe erhebt, während der Blüthenschaft nur unbedeutend verlängert wird.

Eines der auffallendsten Beispiele für die Wirkung des Lichtes auf das Längenwachsthum der Stammtheile bietet die Entfaltung der Knollentriebe der Kartoffeln<sup>1)</sup>. Ich legte gleich grosse Kartoffelknollen auf Erde in Blumennäpfe, deren einer an das Fenster gestellt und mit einer hohen geräumigen Glasglocke bedeckt wurde, während der andere ins Finstere gestellt und dort noch mit einem grossen Blumentopf überdeckt wurde. Die Erde wurde bei beiden immer feucht erhalten und die Glasglocke war beständig mit Wasser beschlagen, den vom Lichte getroffenen Kartoffeln konnte es also an Feuchtigkeit nicht fehlen. Vom 1. März bis 23. April 1863 entwickelten sich im Finstern zahlreiche etiolirte Sprosse von 15—20 cm Höhe. Unter der Glasglocke am Lichte hatten sich die Knospen wenig vergrössert, sie waren 10—13 mm lang und dunkelviolet; die Wurzeln blieben sehr kurz, während sie im Finstern sich stark verlängernd den Boden erreichten und sich daselbst verzweigten. Selbst 4 Wochen später waren die Knospen am Lichte kaum 2 cm lang und ihre Blättchen kaum 5—7 mm, die Stammtheile hatten sich jedoch stark verdickt (diese Kartoffeln hatten unter der Schale eine intensiv grüne Farbe angenommen). Der hindernde Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Knospen ist hier sehr auffallend. Der ganzen Lebensweise der Kartoffel entsprechend ist die innere Organisation der Knollentriebe offenbar darauf berechnet, sich in unterirdischer

1) Einen ähnlichen Versuch hat, wenn ich nicht irre, Schacht irgendwo beschrieben.

Finsterniss zuerst zu entwickeln, um dann später über den Boden weiter fortwachsen; der Versuch zeigt, dass die Finsterniss auch ohne umgebenden Boden genügt, das erste Wachsthum zu ermöglichen, dass dagegen der Einfluss stärkeren Lichtes in diesem Falle hindernd auftritt. Die ganze Erscheinung wird um so anziehender dadurch, dass an denselben Sprossen, wenn [sie im Finstern einige Internodien gebildet haben, das Licht umgekehrt die weitere Entwicklung befördert, indem es die Entfaltung der Blätter, wie oben erwähnt, auffallend begünstigt und selbst der normalen Verlängerung der oberirdischen Stengelglieder nicht hinderlich ist.

Die übertriebene Verlängerung der etiolirten Internodien ist in allen Fällen, die ich untersuchte, mit einer sehr starken Verlängerung der Zellen verbunden. Die bis jetzt angestellten Messungen lassen es jedoch fraglich erscheinen, ob die Verlängerung der Zellen die einzige Ursache der raschen und lang anhaltenden Streckung der etiolirten Internodien sei. Wäre dies der Fall, so müssten sich die mittleren Zellenlängen etiolirter und grüner Internodien genau in dasselbe geometrische Verhältniss stellen, wie die Längen der betreffenden Internodien selbst. Bei der überraschend ungleichen Länge der Zellen in demselben Internodium ist aber die Gewinnung guter Mittelzahlen so schwierig, dass es mir bisher nicht gelang, Resultate von genügender Uebereinstimmung zu erhalten, und es ist keineswegs unmöglich, dass bei den etiolirten Stengelgliedern noch nachträgliche Zelltheilungen besonders in der Nähe der Blattansätze stattfinden. Gewiss ist aber, dass die Parenchymzellen stark verlängerter etiolirter Internodien, z. B. bei *Tropaeolum majus*, *Solanum tuberosum*, *Polygonum Fagopyrum* u. a. sehr viel länger sind als die der grünen, so dass man gewiss behaupten darf, die Finsterniss begünstige das Längenwachsthum der Zellen in auffallender Weise.

β) Während die in der vorigen Abtheilung betrachteten Internodien durch die Beleuchtung in ihrer Verlängerung gehindert werden, im Finstern aber ihrem Ausdehnungsstreben Genüge leisten, giebt es dagegen andere Internodien, welche selbst unter der Wirkung des vollen Tageslichtes das Maximum ihres Längenwachsthums erreichen können und daher durch die Finsterniss keine weitere Steigerung erfahren. Solche Internodien kann man gewissermassen als natürlich etiolirte betrachten oder besser wäre es vielleicht, sie als solche zu bezeichnen, deren Längenwachsthum durch das Licht nicht wesentlich beeinflusst wird.

Die ersten Frühjahrstriebe, welche aus den Knollen von *Dioscora Batatas* über den Boden emporsteigen, haben trotz allseitiger Beleuchtung im freien schattenlosen Felde durchaus den Habitus etiolirter Sprosse. Im Frühjahr wurden zwei grosse Knollen ausgegraben, die eine davon wieder im freien Lande, die andere in einem sehr grossen Blumentopfe in denselben Boden eingesetzt und ins Finstere gestellt. Sie trieben gleichzeitig aus und als sie ungefähr 80 cm Höhe erreicht hatten, wurden die fertig gestreckten



drei unteren Internodien gemessen. Als erstes wurde in beiden Fällen das über der obersten Wurzelstelle, an der Oberfläche des Bodens gewählt. Die im Licht erwachsenen bräunlich getriebten Glieder massen der Reihe nach 5 cm, 11 cm, 19,5 cm, die im Finstern erwachsenen gelblich-weissen in gleicher Ordnung 6 cm, 10,8 cm und 14 cm. Die Unterschiede sind so gering, dass sie auf individuelle Eigenthümlichkeiten zurückgeführt werden können. Die unteren fertig gestreckten Internodien der schon früher erwähnten etiolirten Sprosse von *Bryonia dioica*, hatten der Reihe nach 4,5 cm, 11,8 cm, 14,8—17 cm und 15—25 cm Länge. Eine in das freie Feld gepflanzte Rübe entwickelte später Sprosse, deren homologe Internodien in derselben Reihenfolge 6—6,4 cm, 6—12 cm, 9—7,2 cm Länge darboten. die mittleren und oberen Internodien im Gebüsch erwachsener Exemplare erreichten aber nicht selten 20—24 cm Länge, es ist möglich, dass sich in den obigen Zahlen ein Unterschied zu Gunsten des Etiolements geltend macht, doch ist es wahrscheinlicher, dass die Längen-Differenz der etiolirten und grünen Glieder auf Rechnung individueller Eigenthümlichkeiten zu setzen ist.

Bei im Finstern entwickelten Hopfensprossen waren die völlig weissen Internodien, ebenfalls nicht auffallend länger als die homologen im Freien entwickelten.

Bei *Phaseolus multiflorus* scheinen diejenigen Internodien, welche den windenden Stamm bilden, im Finstern gewöhnlich länger zu werden als im Licht, doch geben Messungen an wenigen Exemplaren keine hinreichende Auskunft darüber, weil hier die Streckung der ersten 3 bis 4 windenden Internodien, welche im Finstern allein zur Entwicklung kommen, enormen Schwankungen unterliegt. Sollten in den genannten Fällen wirklich etwas stärkere Streckungen durch das Etiolement veranlasst werden, so beträgt dies doch nur einen Bruchtheil der normalen Länge, während bei den unter  $\alpha$  genannten Internodien die Verlängerung im Finstern nicht selten auf das Zehnfache der normalen steigt. Ohnehin liegt es in der Natur der Sache, dass der unter  $\alpha$  und  $\beta$  angenommene Unterschied keine wirklichen Gegensätze bezeichnet, sondern extreme Fälle, welche wahrscheinlich durch zahlreiche Uebergänge verbunden sind.

$\gamma$ ) Stengelglieder, welche im normalen Verlauf der Vegetation sehr kurz bleiben, scheinen überhaupt keine Neigung und Anlage zum Längenwachsthum zu besitzen; bei ihnen tritt auch in den beobachteten beiden Fällen keine nennenswerthe Verlängerung im Finstern ein, sie bilden in so fern eine Art Gegensatz sowohl zu den unter  $\alpha$  als zu den unter  $\beta$  genannten. Das kurze Stammstück, welches die im zweiten Frühjahr austreibende Belaubung der Runkelrübe trägt, erfährt im Finstern keine auffallende Verlängerung, da die etiolirten Blätter eine eben so dicht gedrängte Rosette bilden wie die grünen, und ein anderes Mass ist hier wohl nicht anwendbar. Die im Finstern gebildeten Sprosse von *Caetis speciosus* hatten meist kürzere Inter-

nodien als die am Licht, und zugleich machte sich die blattartige Natur dieser Stammgebilde dadurch geltend, dass sie sich im etiolirten Zustande niemals flach ausbreiteten, sondern schmal, zwei- bis dreikantig blieben. Die blattartige Entwicklung der grünen Rinde scheint hier wesentlich vom Licht abzuhängen.

Wenn man gleich alte und homologe Stammglieder im grünen und etiolirten Zustande vergleicht, so zeigt sich, dass das allgemeine Vorurtheil, als ob die etiolirten Internodien dünner seien, der Wahrheit nicht entspricht. Bei zwei gleich alten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* finde ich das etiolirte 93 mm hohe Internodium über den Kotyledonen oben und unten eben so dick wie an den entsprechenden Stellen das grüne, welches nur 32 mm hoch ist. Wenn die Bohnen lange Zeit im Finstern bleiben, so erscheinen nicht selten an den Internodien dicke aufgedunsene Stellen die sich in ähnlicher Weise auch bei etiolirten Stengeln von *Vicia Faba* bilden. Auch die etiolirten Internodien von *Dioscorea Batatas* an denselben Stellen wie die im Freien gewachsenen gemessen, zeigten eine überraschende Gleichheit der Dicke; doch giebt es auch Fälle, wo die etiolirten Internodien bei gleichem Alter dünner sind als die grünen; so fand ich bei einem im Finstern erwachsenen *Tropaeolum maius* das erste Glied über den Kotyledonen 2 mm dick, bei einem gleich alten im Schatten des Zimmers erwachsenen beinahe 2,5 mm dick.

An dem hypokotylen Gliede von *Cucurbita Pepo* macht sich ein Unterschied im Wachsthum nach verschiedenen Richtungen hin geltend, das ursprünglich zusammengedrückte, fast zweischneidige hypokotyle Glied nimmt bei der Keimung am Licht eine fast stielrunde Form an, während es im etiolirten Zustande die zweischneidige Form behält. Es unterbleibt also vorzugsweise das Wachsthum im kleineren Durchmesser; auch hier macht sich die Eigenthümlichkeit etiolirter Pflanzentheile, trotz einseitiger Entwicklung, doch gewisse Jugendzustände nicht zu verlassen, geltend.

### C. Torsion der etiolirten Internodien.

Stengelglieder, welche sich im Finstern stark verlängert haben, erfahren, wenn das Längenwachsthum nachzulassen beginnt, eine Drehung, wie sie bei den windenden Stämmen der Schlingpflanzen, wenn dieselben keine Stütze finden, eintritt. Wenn dies bei Pflanzen geschieht, wo die Internodien auch am Lichte eine deutliche Drehung zeigen, wie bei *Bryonia dioica*, so liegt darin nichts Auffallendes, noch weniger, wenn die Drehung an etiolirten, im normalen Zustande schlingenden Stammtheilen auftritt. Interessant ist aber die Thatsache, dass die unter  $\alpha$  genannten Internodien, welche am Lichte kurz bleiben und nicht die geringste Aehnlichkeit mit schlingenden Stämmen haben, im Finstern, nachdem sie ausserordentlich verlängert und so ohnehin schon den schlingenden Internodien ähnlich geworden sind, auch die Torsion, wie sie vorzugsweise bei den Schlingpflanzen vorkommt, erfahren. Durch

das Vergeilen wird auf diese Weise eine Fähigkeit zu Tage gefördert, welche im normalen Zustande verborgen bleibt, und es scheint, dass die Torsion der schlingenden Stämme einen weiteren Beweis für die Annahme liefert, dass dieselben als normal etiolirte zu betrachten sind. Man kann annehmen, dass die Fähigkeit, sich um die eigene Achse zu drehen, eine allgemeine Eigenschaft der Internodien ist, die aber nur dann bemerklich wird, wenn sie sich bis zu einem bestimmten Grade verlängern. Wo, wie bei den unter  $\alpha$  genannten, die Verlängerung durch das Licht gehindert wird, unterbleibt auch die Drehung, sie wird aber bemerklich, wenn die Internodien im Finstern ihrem beständigen Ausdehnungsstreben Genüge leisten können. Bei Bryonia, wo die Verlängerung der Internodien durch das Licht nicht gehindert wird, tritt auch die Drehung sowohl am Lichte als im Finstern ein; ebenso ist es bei den schlingenden Internodien, nur dass hier das Phänomen mit grösserer Energie sich geltend macht<sup>1)</sup>.

Das hypokotyle Glied etiolirter Keimpflanzen von Cucurbita zeigt die erwähnte Torsion, wenn es 20—30 cm lang geworden ist; die beiden Längskanten bilden Schraubenlinien, die, von unten nach oben verfolgt, der Richtung eines sich drehenden Uhrzeigers entsprechen; doch fand ich zuweilen auch die umgekehrte Drehung. Je länger nun die Keimpflanze im Finstern bleibt, desto mehr nimmt die Drehung zu, sie wird immer seharfer; anfangs eine halbe, sehr lang gezogene Windung machend, lassen die Längskanten später zwei bis drei volle Windungen erkennen, welche dem ganzen Stammgliede beinahe das Aussehen eines Pfropfenziehers geben. Bei anderen Keimpflanzen, wo keine so seharfen Kanten an den Gliedern hervorspringen, ist auch die Torsion nicht so auffallend, aber bei genauer Betrachtung an der Streifung der Oberhaut zu erkennen, und noch deutlicher überzeugt man sich von dem Vorhandensein der Drehung, wenn man einen schmalen Streifen der Epidermis abzieht, indem derselbe nicht einer graden Seitenlinie folgt, sondern sich schraubenförmig von dem Internodium abwickelt. So fand ich die Drehung von dem hypokotylen etiolirten Gliede von Mirabilis Jalappa dem Lauf eines Uhrzeigers entgegengerichtet,  $1\frac{1}{2}$  Windung beschreibend, bei 12—15 cm Höhe. Ebenso verhält sich das hypokotyle Glied von Brassica Napus und oleracea und Cheiranthus Cheiri. Bei der erstern beobachtete ich 6—10 Umgänge. Das etiolirte hypokotyle Glied von Ricinus zeigte bei 18 cm Höhe eine deutliche schraubenförmige Streifung in derselben Richtung. Der Richtung des Uhrzeigers folgend, verläuft die Schraubenlinie des gedrehten

---

1) H. v. Mohl (Ranken und Schlingpflanzen, 1827, p. 106) entdeckte die Drehung der Internodien der Schlingpflanzen und die Bedeutung der damit verbundenen Bewegung für das Zusammentreffen des wachsenden und reizbaren Stammtheiles mit einer Stütze. Er zeigte aber auch, dass die Drehung nicht immer das Zeichen eines windenden Stammes ist, da sie sich bei Pisum, Passiflora, Kürbissen, Bryonien, Convallaria Polyg. findet, die nicht winden.



hypokotylen Gliedes etiolirter Keimpflanzen bei *Linum grandiflorum* (5—6 cm hoch), bei *Helianthus annuus* (12—15 cm hoch). Der im Finstern entwickelte Blüthenschaft von *Hyacinthus* war bei 54 cm Höhe in derselben Richtung schraubig gestreift; ebenso die vier Kanten der oberen Internodien vergeilter Keimpflanzen von *Vicia Faba* (60—70 cm hoch).

Uebrigens kommen schraubenförmige Drehungen auch bei etiolirten Blättern vor, die beiden Kotyledonen von *Scorzonera hispanica* bleiben im etiolirten Zustande mit ihren Oberseiten lange Zeit zusammengelegt, erreichen dabei 5—6 cm Länge und sind schraubenförmig gedreht (der Richtung des Uhrzeigers entgegen). Später schlagen sie sich auseinander, indem jeder seine Drehung behält und verschiedene Krümmungen beschreibt. Die etiolirten Blätter von *Hyacinthus orientalis* zeigen an ihren Nerven dieselbe schraubenförmige Drehung.

#### D. Entfaltung der Blüthen.

Die Frage, um welche es sich im Folgenden handelt, ist die, ob und wie sich die Blüthenknospen von Pflanzen, welche am Lichte blühreif geworden sind, entfalten, wenn die Pflanzen alsdann einer Dunkelheit ausgesetzt werden, welche hinreicht, um an den Blättern und Internodien den Zustand des Etiolements hervorzubringen. Die Frage bezieht sich also darauf, ob die unmittelbare Mitwirkung des Tageslichtes zu der Entfaltung und Färbung der Blüthen unentbehrlich ist, unter der Voraussetzung, dass die Pflanzen auf normale Art so weit sich ausgebildet haben, um überhaupt blühen zu können, und welche etwaigen Modifikationen der Lichtmangel alsdann an den sich entwickelnden Blüthenknospen bewirkt<sup>1)</sup>. Daher wurden zu den Versuchen Exemplare gewählt, welche schon deutlich kenntliche Blüthenknospen besaßen oder welche bereits eine oder einige Blüthen am

---

<sup>1)</sup> Eine andere hier sich anschliessende Frage wäre die, ob vergeilte Pflanzen, welche sich im Finstern aus Samen, Knollen, Zwiebeln u. s. w. entwickelt haben, im Stande sind, Blüthenknospen anzulegen und wie weit die Ausbildung derselben unter diesen Bedingungen möglich ist. Die dazu nöthigen Untersuchungen würden indessen weit über das Bereich des hier behandelten Themas hinausführen, indem dabei die Ernährungsverhältnisse und deren Abhängigkeit vom Lichte ganz in den Vordergrund treten müssten. Nur als gelegentliche Notiz erwähne ich daher, dass ich an vollständig etiolirten, dem Tageslicht niemals ausgesetzten Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris*, *Vicia Faba* und *Cucurbita Pepo* die ersten Anfänge der Blüthenknospenbildung, doch deutlich genug, um nicht verkannt zu werden, vorfand; und zwar bei Keimpflanzen, welche die äusserste Grenze ihres Wachstums im Finstern erreicht hatten. Da das Wachsthum im Finstern ganz auf Kosten der Reservestoffe stattfindet, so zeigen diese Beobachtungen, dass dieselben bis zur Blüthenbildung bei diesen Pflanzen ausreichen (vergl. jedoch folgende Abhandlung IX. Zusatz 1892).

Lichte entfaltet hatten, also in den Zustand eingetreten waren, den man als Blühreife bezeichnen kann.

Die von mir beobachteten Pflanzen weisen darauf hin, dass in Bezug auf die nothwendige Mitwirkung des Tageslichts zur Ausbildung und Entfaltung der Blütenknospen die verschiedensten Grade und Abstufungen sich geltend machen. Ohne indessen den Thatsachen Gewalt anzuthun, lassen sich auch hier zwei Kategorien unterscheiden, welche gewissermassen das verschiedene Lichtbedürfniss der Pflanzen für die Ausbildung ihrer Blüten, aber freilich nur in den rohesten Umrissen, charakterisiren:

α) Bei Tulipa, Iris, Hyacinthus, Crocus findet die erste Anlage der Blütenknospen in tiefer (unterirdischer) Finsterniss statt; auch das erste Wachsthum erfolgt noch in tiefer Dunkelheit; die schon sehr weit ausgebildeten Knospen treten erst spät und unmittelbar vor ihrer Entfaltung aus den Umhüllungen an das Tageslicht hervor. Die Versuche zeigen nun, dass die Entfaltung und Färbung der Blüten in diesen Fällen auch dann eintritt, wenn die Pflanzen schon lange vor dem Austritt der Blütenknospen einer Finsterniss ausgesetzt werden, wo Blätter und Internodien im höchsten Grade vergeilen, und dass die Entfaltung im Finstern bei diesen Blüten nach Grösse, Form und Färbung einen solchen Grad der Vollkommenheit erreicht, dass es kaum möglich ist, Abnormitäten an ihnen aufzufinden. Die Blüten der genannten Pflanzen bieten also das merkwürdige Beispiel dar, dass sie ihren ganzen Entwicklungsprozess von Anfang bis zu Ende durchlaufen können, ohne jemals dem direkten, unmittelbaren Einfluss des Tageslichts ausgesetzt zu sein.

β) Bei Brassica, Tropaeolum, Papaver, Cucurbita u. a. wird die Blütenknospe unter der verdunkelnden Umhüllung der umgebenden Blätter angelegt, sie tritt aber, wenn sie noch sehr klein und wenig ausgebildet ist, schon frühzeitig an das Tageslicht frei hervor, um hier langsam heranzuwachsen und sich endlich unter seinem Einfluss zu entfalten. Die in das Finstere gestellten Pflanzen dieser Abtheilung zeigen, dass die Blütenknospen nicht zur Entfaltung gelangen, wenn sie in zu früher Jugend dem Lichte entzogen werden; dagegen erfolgt ihr Aufblühen und ihre normale Färbung auch im Finstern, wenn sie vorher einen mehr oder minder hohen Grad der Ausbildung unter dem Einfluss des Tageslichts erreicht haben. Diese Blüten sind also nicht im Stande, ihren ganzen Entwicklungsprozess im Finstern zu vollenden, sondern sie müssen wenigstens den grössten Theil ihres Wachsthums am Lichte durchmachen; ist dies aber geschehen, so sind sie gleich jenen der ersten Abtheilung fähig, ohne unmittelbare Mithilfe des Lichts sich zu entfalten und zu färben; jedoch ist in diesem Falle die Entfaltung und Färbung

---

1) Ueber diesen Punkt ist jedoch auf die hier folgende Abhandlung: „Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung“ zu verweisen. Zusatz 1892.

oft nicht so vollkommen, wie bei jenen, selbst dann nicht, wenn die Knospen nur kurze Zeit vor dem Aufblühen dem Lichte entzogen werden.

Bei allen dem Versuche unterworfenen Pflanzen war es möglich, wenigstens den letzten Akt der Blütenentwicklung, das eigentliche Aufblühen in mehr oder minder vollkommener Weise im Finstern zu erzielen. Damit ist aber einstweilen nur soviel bewiesen, dass die das Aufblühen bewirkenden Streckungen selbst von der unmittelbaren Einwirkung des Tageslichts unabhängig sind. Man würde aber sicherlich viel zu weit gehen, wenn man daraus folgern wollte, dass es für die betreffenden Pflanzen nutzlos sei, ihre Blüten in der durchleuchteten Atmosphäre zu öffnen; es wäre leicht, Vermuthungen darüber zusammenstellen, hinreichend ist es aber, die That- sache zu erwägen, dass sich diese Blüten seit unzähligen Generationen immer im Lichte geöffnet haben, dass ferner die Streckungen der tragenden Achsen- gebilde offenbar darauf berechnet sind, die sich öffnenden Blütenknospen dem Lichte darzubieten; beides zusammen zeigt deutlich, dass die Oeffnung der Blüten am Lichte nicht gleichgiltig für die Existenz der Pflanzen sein kann.

Vergleicht man das Verhalten der Blüten im Finstern mit dem der Blätter und Internodien, so ergeben sich einige bemerkenswerthe Unterschiede. Die Blätter verlassen, wenn sie sich im Finstern entwickeln (etioliren), ihre Knospenlage nur unvollständig und langsam, selbst dann, wenn sie stark wachsen. Blüten dagegen, wenn sie sich im Finstern entfalten, können ihre Knospenlage vollständig und rasch verlassen, ihre Theile können sich oft ebenso ausbreiten und krümmen, wie bei normaler Entwicklung. Diese im Finstern entfalteten Blüten kontrastiren dann durch ihr normales Aus- sehen in auffallendster Weise mit dem Etiolement der vegetativen Theile. — Bei den Laubblättern halten Wachsthum, Entfaltung und Färbung bei mangel- hafter Beleuchtung nicht gleichen Schritt: sie werden im Finstern, ohne sich grün zu färben, bald viel länger als im Lichte, bald bleiben sie nach allen Dimensionen sehr klein; bei schwacher Beleuchtung können sie dagegen grün werden, ohne ihre normale Grösse und Ausbreitung anzunehmen. Bei den Blüten dagegen macht sich, wenn sie sich im Finstern entwickeln, die Regel geltend, dass die Grössenzunahme mit der Entfaltung und Färbung ziemlich gleichen Schritt hält. Findet im Finstern das Aufblühen, so weit es auf Streckung der Zellen beruht, in normaler Weise statt, so tritt auch die Färbung in gewohnter Weise dazu; gelangt die Knospe dagegen nicht bis zur Entfaltung, so bleibt auch die Färbung je nach Umständen mangel- haft. Das Misverhältniss zwischen dem Wachsthum nach verschiedenen Rich- tungen und der Färbung, welches wir bei den im Finstern erwachsenen Blättern und Internodien als Etiolement bezeichnen, tritt in dieser Art bei Blüten höchst selten ein; das einzige Beispiel lieferten mir die oben er- wähnten etiolirten Blüten von *Nicotiana rustica*.



Die Blütenstiele unterliegen den Abnormitäten des Etiollements gleich anderen Internodien. Es wäre nicht gerade ungereimt gewesen, zu erwarten, dass der obere Theil des Blütenstiels (welcher die Blattformationen der Blüthe tragend, als aus mehreren Internodien zusammengezogen zu denken ist) im Finstern vielleicht eine auffallendere Streckung erfahren und so die verschiedenen Blüthentheile von einander entfernen würde. Ich habe dies aber niemals beobachtet und das die Blüthentheile tragende Aehsenorgan muss daher in die dritte von mir oben aufgestellte Kategorie der Internodien gezählt werden.

α) Blüten, welche sich entfalten und normal färben, ohne dass die Knospen vorher dem Lichte jemals frei ausgesetzt zu sein brauchen.

#### 1. *Tulipa Gesneriana*.

Am 14. Februar 1862 stellte ich drei Blumengefässe, in deren jedem sich zwei Tulpenzwiebeln befanden, unter verdunkelnde Recipienten, welche aus blauem „Aktendeckel“ verfertigt waren. Der Standort war in meinem Zimmer, wo die Temperatur während der Dauer des Versuchs am Tage selten über 15° R. stieg, Nachts kaum unter 8° fiel. Die Tulpen hatten, als ich sie kaufte, bereits angefangen zu treiben, die Blattknospen waren 3—5 cm hoch über den Boden hervorgetreten und grün geworden. Sie gehörten drei verschiedenen Sorten an, die ich auf den beigegebenen Etiquetten als *Rex rubrorum*, *Tournesol* und *Duc van Toll* bezeichnet fand.

Bis zum 25. Februar waren die Pflanzen stark gewachsen, die früher am Lichte ergrünzten Blattspitzen waren auch jetzt noch grün, aber die nachgewachsenen unteren Theile derselben Blätter waren gelb, etiolirt, man sah deutlich die Grenze zwischen dem älteren, am Lichte früher ergrünzten und dem jüngeren, später im Finstern gelb nachgewachsenen Theil. Der die Blätter und Blüten tragende Stamm war farblos. Die Blätter hatten sich so weit gelockert, um die zwischen ihnen noch eingehüllte Blütenknospe besehen zu können. Bei allen war die Blütenknospe noch fest geschlossen und etwa 2 cm lang; die Perigonblätter grünlich-farblos. An diesem Tage wurde aus jedem Gefäss eine der Tulpen herausgenommen, jede sogleich in ein besonderes Gefäss eingesetzt und dann an das Fenster gestellt, um von nun an zum Vergleich mit den anderen, wieder unter die verdunkelnden Recipienten zurückgestellten zu dienen.

Am 28. Februar machten sich bei der Sorte *Duc van Toll* am Lichte die ersten purpurrothen Stellen am Rande des unteren Theils der Perigonblätter bemerklich; bei dem im Finstern befindlichen Exemplar war die rothe Färbung an denselben schon etwas weiter fortgeschritten, auch begann sich

daneben der gelbe Farbenton bemerklich zu machen. Bei den übrigen Pflanzen war noch keine Färbung eingetreten.

Am 12. März war die Duc van Toll im Finstern vollständig aufgeblüht, die rothe und gelbe Färbung des Perigons hatte sich in vollster Pracht entwickelt; bei der an das Licht gestellten Pflanze derselben Varietät hatte sich die Blüthe etwas eher entfaltet und sie war bereits im Verblühen, die gelbe Färbung war am genannten Tage, offenbar in Folge der Lichtwirkung, schon wieder verschwunden, das Roth aber noch vorhanden. Die Varietät Tournesol war am Lichte aufgeblüht, das Perigon schön roth und gelb gefärbt; im Finstern dagegen hatte sich die Blüthe noch nicht geöffnet, die Färbung war noch nicht vollständig erfolgt; die inneren Perigonblätter waren schon roth und gelb, die äusseren noch farblos. Bei der dritten Sorte, Rex rubrorum, waren am Lichte die inneren Perigonblätter der gefüllten Blume dunkelroth, die äusseren grün.

Am 21. März hatte die Duc van Toll im Finstern abgeblüht. Die Rex rubrorum war völlig entfaltet, hatte am Lichte die äusseren Perigonblätter noch grünlich, im Finstern waren sie an den entsprechenden Stellen farblos, aber die inneren waren im Finstern ebenso schön dunkelkarminroth wie im Lichte; es trat hier also innerhalb des Perigons selbst das verschiedene Verhalten des Chlorophylls und des rothen Farbstoffs gegen das Licht deutlich hervor. — Die Tournesol hatte sich im Finstern ebenso schön entfaltet und ebenso glänzend gelb und roth gefärbt wie im Lichte.

Die Laubblätter der an das Licht gestellten Pflanzen waren selbstverständlich grün geworden und in gewohnter Weise entfaltet; die im Finstern gebliebenen waren dagegen mit Ausnahme der Spitzen gelb, die Seitentheile rinnig zusammengeneigt, etwas gedreht; die im Finstern gestreckten Internodien waren weiss, gedreht; der Blüthenstamm erreichte bis 38 cm Höhe. Die schön gefärbten und normal entfalteten Blüthen auf den etiolirten Pflanzen machten einen höchst sonderbaren Eindruck.

Ein zweiter Versuch wurde am 1. Januar 1863 angefangen. Eine in einem Blumengefäss aufkeimende Tulpenzwiebel wurde an diesem Tage in den früher erwähnten, geräumigen Schrank gestellt. Die Blattknospe ragte ungefähr 15 mm hoch über den Boden empor und war hellgrün. Aus einem anderen Gefässe wurden ebenso weit entwickelte Zwiebeln genommen und der Länge nach durchschnitten. Die noch ganz in der Blattknospe eingehüllten unter dem Niveau der Erde befindlichen Blütenknospen hatten 12—15 mm Länge, sämmtliche Blüthentheile waren deutlich ausgebildet, aus den durchschnittenen Antheren fielen die isolirten Pollenkörner hervor; das Perigon war völlig farblos. Eine andere ebensolche Pflanze wurde an demselben Tage an das Fenster desselben Zimmers gestellt, in welchem der Schrank mit den Versuchspflanzen stand.

Am 20. Januar waren die Blätter vollständig über der Erde; die im Finstern hatten noch ihre früheren, grünen Spitzen, waren aber sonst völlig gelb und viel länger als die am Lichte ergrünt. Die etiolirten Blätter waren noch in ihrer Knospenlage, dicht zusammengelegt: sie wurden auseinander gebogen, um die Blütenknospe zu sehen; diese war etwas kleiner als die am Lichte, wo die Blätter sich von selbst aus einander geschlagen hatten. In beiden Fällen war das Perigon noch ungefärbt.

Drei Tage später hatte sich die Knospe am Lichte dunkelroth gefärbt, am oberen Rande der Perigonblätter gelb, die Blüthe war ein Wenig geöffnet. Die Knospe der vergeilten Pflanze war gelb, noch ohne eine Spur von rother Färbung. Am nächsten Tage aber traten an den Rändern der Perigonblätter kleine rothe Striche auf und drei Tage später fand ich diese rothen Stellen grösser und intensiver gefärbt und auf der ganzen Fläche der Perigonblätter erschien ein dunkler, röthlicher, wie durchsehimrender Farbenton; nach ferneren drei Tagen (am 30. Januar) waren die Perigonblätter im Finstern intensiv roth geworden; die Blüthe hatte sich kelchartig geöffnet, die violetten Antheren hatten den Pollen entlassen. Die ganze Blüthe war etwas kleiner als die am Lichte entfaltete, was indessen möglicherweise auf individueller Schwäche beruhen konnte. Morgens bei 8—9° R. fand ich die Blüthe geschlossen, Mittags bei 11—12° geöffnet<sup>1)</sup>.

## 2. *Iris pumila*.

Im März 1862 liess ich einige, auf Gartenbeeten erwachsene Stöcke in Blumengefässe setzen. Nachdem sie einige Wochen lang im Zimmer am Fenster vegetirt hatten, und zu sehen war, dass sie durch das Versetzen keinen Schaden genommen, wurden sie für den Versuch verwendet. Aus jedem Gefässe kamen mehrere Sprosse mit je 4—6 grünen Blättern hervor, in deren unterem Scheidentheil die Blütenknospe zu fühlen war; die der Schätzung nach am meisten ausgebildete Knospe wurde herausgenommen, sie war 2 cm lang und völlig farblos. Derselbe Topf, der also nur jüngere, noch weniger ausgebildete Blütenknospen besass, wurde mit einem verdunkelnden Recipienten von blauem Aktendeckel bedeckt. — Nach 14 Tagen (am 7. April) hatte sich auf 25 cm hohem, farblosem Stiel eine Blüthe in Grösse, Form und Farbe vollkommen entfaltet; sämmtliche Theile hatten dieselbe Grösse, dieselben Stellungen und Krümmungen, dieselben Färbungen, wie bei den am Fenster und im Freien aufgeblühten; der zart hellbläuliche Grundton der Perigonzipfel, die dunkelviolette Aderung, welche gegen den Grund der Zipfel hin in das bläulich Purpureseirende übergeht, das Orange-gelb der Bärte, das schön warme Blau der Narben und die himmelblaue Färbung des Pollens, alle diese Färbungen waren bei der Blüthe der etio-

1) Vergl. Hofmeister, Flora 1862, p. 516.



lirten Pflanze eher glänzender und gesättigter als bei den am Lichte entfalteten. Dies und die normale Form der ganzen Blume gewährte einen anziehenden und überraschenden Kontrast gegenüber dem vollständigen Etiolement der vegetativen Theile; die früher grünen Laubblätter waren an den Spitzen gelb geworden und binnen fernerer 10 Tagen, wo sich noch zwei ebenso schöne Blüthen (also aus noch jüngeren Knospen) entfalteten, wurden sie braun, verschrumpften, während zahlreiche neue, gelbe, vergeilte Blätter von viel grösserer Länge als am Lichte hervorwuchsen.

Ein gleiches Resultat lieferte ein Versuch im folgenden Frühjahr mit einer Pflanze, welche den vorigen Sommer über im Topfe am Fenster vegetirt hatte. Als sie am 1. Februar 1863 in der Nähe des Ofens ins Fenster gestellt wurde, waren die Blätter 4—5 cm hoch und grün. Die stärkere aus ihrer Umhüllung genommene Knospe war noch völlig farblos, die andere jüngere entfaltete sich binnen 10 Tagen zu einer normal aussehenden schönen Blüthe, deren Antheren zwei Tage später den Pollen entliessen.

### 3. *Crocus vernus*.

Am 1. Januar 1863 stellte ich zwei Gefässe, deren jedes mehrere *Crocusknollen* enthielt, in den früher mehrfach erwähnten grossen Schrank; die Blattknospen waren einige Millimeter hoch über die Erde hervorgetreten und grünlich geworden. Mehrere gleich weit entwickelte Pflanzen wurden aus einem anderen Topfe genommen und zerschnitten; die noch tief unten stehenden Blütenknospen waren 8—12 mm lang, die Antheren gelb, das Perigon farblos.

Am 12. Februar hatten sich im Finstern, bei einer Temperatur, welche meist zwischen 8—12° R. schwankte, zweiundzwanzig Blüthen und zahlreiche, lange, gelbe, schmale Blätter entwickelt. Die Blütenstiele waren 5—6 cm, dagegen die Perigonröhren 13—15 cm hoch und gleich jenen farblos. Eines der beiden Gefässe wurde an diesem Tage an das Fenster gestellt, wo die Blätter nach einigen Tagen grün wurden und in die Breite wuchsen. Im Finstern entwickelten sich dann noch bis zum 5. März mehrere ebenso schöne Blüthen, wie die ersten; die völlig vergeilten Blätter hatten jetzt bis 30 cm Länge erreicht, während die von Anfang an am Fenster erwachsenen höchstens 8—10 cm hoch wurden. Die im Finstern entfalteten Blüthen waren ebenso gross und schön gefärbt wie die am Lichte entwickelten; die Perigonzipfel hatten hellviolette Grundfarbe, mit von der Basis ausgehender dunkelvioletter Panachirung und dunkelvioletter Spitze; sie öffneten sich gleich denen der Tulpe nur Mittags, wenn die Temperatur auf ungefähr 12° stieg, waren aber Morgens und Abends bei 8—9° geschlossen; die Antheren waren gelb und hatten gestäubt, die Narben hatten ihre normale Form und orangerothe lebhaftere Färbung. Auch hier machte sich schon auf den ersten Blick der ausserordentlich grosse Unterschied in

der Wirkung der Dunkelheit auf die Laubblätter und Blüthentheile geltend. Nur in der bedeutenden Streckung der Perigonröhre war eine Abnormität für die Entwicklung der Blüthen bemerklich.

#### 4. *Hyacinthus orientalis*.

Gleichzeitig mit den vorigen wurde am 1. Januar 1863 eine Hyazinthenzwiebel, welche in ihrem Blumentopf schon angefangen hatte zu treiben, neben jene in den finstern Schrank, eine andere gleich weit entwickelte an das Fenster gestellt. Bei beiden ragten die bereits ergrünnten Blattspitzen etwa 1 cm hoch über die Erde hervor; eine dritte ebensoweit entwickelte Zwiebel wurde ausgenommen und zerschnitten; ihr Blüthenstand war noch tief im Inneren der Zwiebel selbst eingeschlossen, der junge Blüthenstamm kaum 3 cm lang, die ihn umhüllenden jungen Laubblätter massen 4—5 cm.

Am 18. März hatte sich die Pflanze im Finstern vollständig entfaltet, und wahrscheinlich das Ende ihres Wachstums erreicht, denn die Blüthen fingen schon an zu welken. Der Blüthenstamm hatte 54 cm Höhe, die 7 Blätter bis 50 cm Länge erreicht; jener war schraubenförmig gedreht, farblos, dicke in der früher beschriebenen Weise rinnig gestaltet, gedreht, gelblich bis farblos<sup>1)</sup>. Bei der am Lichte entwickelten Pflanze, deren Entfaltung viel rascher vor sich ging, hatte bei vollendetem Aufblühen am 25. Februar der Blüthenstamm nur 28 cm Höhe, die Blätter 23—26 cm Länge bei sattgrüner Färbung. Während sich somit bei der im Finstern erwachsenen Pflanze das Etiolement an den vegetativen Theilen in auffallendster Weise geltend machte, war dagegen die Entfaltung der Blüthen zwar langsamer als am Fenster, aber sie erreichten in Grösse, Form und Färbung endlich ihre gewöhnliche Ausbildung. Die Perigonzipfel hatten sich in normaler Art auseinander geschlagen, ihre violette Färbung, gleich denen am Lichte angenommen; ebenso entwickelte sich die hellstahlblaue Farbe am Röhrentheil des Perigons, wie sie dieser Varietät eigen ist. Diese Färbungen traten in der Mitte des Februar an den schon ausgewachsenen Blüthenknospen auf und von dem ersten Erscheinen einzelner farbiger Punkte bis zur vollen Ausbildung der Farben vergingen ungefähr 8 Tage. Dieser Prozess erfolgte erst, als der Blüthenschaft schon ungefähr 20 cm hoch über der Erde war. Auch bei der am Fenster erwachsenen Pflanze trat die Färbung der Knospen erst dann ein, als sie dem Lichte zugänglich wurden, und man hätte gerade dadurch auf den Gedanken kommen können, dass die Farbenbildung in diesem Falle wesentlich von der unmittelbaren Mitwirkung des Tageslichts abhängt, was, wie der Versuch zeigt, nicht der Fall ist. — Die Antheren öffneten sich und entliessen viel Pollen.

---

<sup>1)</sup> Nur die Spitzen waren noch von früher her grünlich.

β) Blüthen, welche, um sich später im Finstern zu entfalten, vorher einen grossen Theil ihres Wachthums unter dem Einfluss des Tageslichts vollendet haben müssen<sup>1)</sup>.

##### 5. Brassica Napus.

Zu den Versuchen wurden Pflanzen, welche im August gesäet im freien Lande überwintert hatten, mit grossen Ballen ausgegraben und in sehr grosse Blumentöpfe eingesetzt.

Eine am 20. März in den Dunkel-Schrank gestellte Pflanze mit sehr kräftiger Belaubung liess von dem Blüthenstande äusserlich noch nichts sehen. Bis zum 4. April entwickelte sich der Blüthenstamm im Finstern bis zu einem Meter Höhe; seine unteren Blätter hatten grüne Spitzen, die mittleren und oberen waren völlig frei von Chlorophyll und gelblichweiss; der Stamm selbst war völlig farblos, seine Internodien nicht auffallend länger als die grünen im Freien und ebenso dick wie diese. Ausser der terminalen Inflorescenz hatten sich solche auch aus den Blattachsen des etiolirten Stammes entwickelt, die sämmtlich reich mit weissen Blüthenknospen besetzt waren; diese Knospen erreichten jedoch höchstens 2—3 mm Länge, blieben farblos und entwickelten sich auch später nicht weiter, sondern verdarben sämmtlich bis zum 19. April. Die früher grünen Blätter der Bodenlaube waren zuerst gelb geworden und vertrockneten dann.

Eine andere, mit der vorigen zu gleicher Zeit von demselben Felde genommene Pflanze, hatte bis zum 4. April am Fenster gestanden und hier am Lichte ihren Blüthenstamm bis zu 40 cm Höhe entwickelt. Die grössten Blüthenknospen waren 4 mm lang, ihre Blumenblätter noch nicht gelb, sondern hellgrünlich, fast farblos; die Antheren aber schon gelb. Seit dem 4. April im Finstern stehend hatte die Pflanze bis zum 14. ihren Stamm bis auf 105 cm verlängert; die ersten zwei Blüthen hatten sich entfaltet, die Kronenblätter waren ebenso gelb, wie im Freien und ebenso gross, auch normal gestellt. Die Kelchblätter aber waren fast weiss; die Antheren entliessen am folgenden Tage den Pollen und es entfalteten sich noch zwei neue Knospen. Bis zum 19. April entwickelte sich jedoch keine neue Blüthe mehr; die älteren Knospen waren etwas gewachsen und hatten weisse Kelche; sie sahen sämmtlich so verkümmert aus, dass auf eine weitere Entfaltung nicht zu hoffen war.

Eine dritte, in gleicher Weise behandelte Rapspflanze, wurde erst dann in das Finstere gestellt, als die ersten Blüthenknospen der Entfaltung sehr nahe waren; schon am folgenden Tage blühten viele ganz normal

<sup>1)</sup> Die hier aufgeführten Thatsachen finden ihre Erklärung in der folgenden Abhandlung: „Ueber die Wirkung des Lichtes auf Blüthenbildung“ und in dem darauffolgenden Zusatz. Zusatz 1892.



auf und zahlreiche andere folgten ihnen in den nächsten Tagen; die jüngeren Knospen jedoch gelangten später nicht zur Entfaltung.

Aus diesen und mehreren im vorigen Jahr gemachten Versuchen geht hervor, dass die Knospen nur dann, wenn sie vorher am Lichte sich so weit ausgebildet haben, dass bis zum Aufblühen nur noch wenige Tage nöthig sind, sich im Finstern entfalten; unter dieser Bedingung ist die gelbe Färbung und normale Ausbreitung der Blumenblätter, so wie die Ausstreuung des Pollens im Finstern möglich. Eine beginnende Fruktifikation wurde nicht bemerkt.

#### 6. *Tropaeolum majus*.

Im Juni 1862 wurde eine im Blumentopf am Fenster erzogene Pflanze, von kräftigem Aussehen und mit vielen grünen Blättern in einen hölzernen Kasten gestellt; die älteren Blüthenknospen von 7—8 mm Länge, welche sich öffnete, hatten noch völlig farblose Kronenblätter; die für die weitere Entwicklung übrig bleibenden Knospen waren noch jünger als jene.

Schon nach drei Tagen hatte die älteste der übrig gebliebenen Knospen ihre Blumenblätter aus dem Kelch hervorgedrängt und am nächsten Tage entfalteten sich diese mit prachtvoll brennendrother Färbung und nahmen ihre normale Stellung an; die Blüthe konnte in jeder Hinsicht mit den am Fenster entwickelten wetteifern. Die beiden ältesten vorher grünen Laubblätter waren unterdessen gelb geworden. Nach fernerem drei Tagen öffnete sich eine zweite Blüthe auf einem farblosen, völlig vergeilten, 25 cm langen Blüthenstiel; die Blumenblätter derselben waren bei weitem nicht so schön gefärbt, als bei der ersten, sondern fahl orange, ohne rechte Sättigung der Farbe; unterdessen hatten auch die Staubfäden der ersten ihre Bewegungen gemacht und gestäubt. Aber auch nach 10 Tagen war noch keine Anschwellung des Fruchtknotens bemerklich, vielleicht war die Befruchtung misslungen; vielleicht, und dies ist mir wahrscheinlicher, fehlte es an den nöthigen plastischen Stoffen zur Ausbildung einer Frucht. Um diese Zeit hatte eine dritte Blüthe angefangen sich zu entfalten, sie blieb aber sehr klein und farblos und vertrocknete dann. An Stoff zum Wachsthum vegetativer Theile fehlt es dagegen nicht, denn es entwickelten sich zwei Sprossen von 50 und 60 cm Länge, mit farblosen Internodien und zahlreichen, gelblich-weissen, kleinen Blättchen, in deren Aehseln kleine Blüthenknospen durch Neubildung entstanden waren.

Dieser Versuch zeigt deutlich, dass die unmittelbare Mitwirkung des Lichtes weder zur ersten Anlage, noch zur letzten Entfaltung der Blüthen unentbehrlich ist, dass dagegen das Wachsthum der Knospen am Lichte stattfinden muss, wenn sie fähig werden sollen, sich zu entfalten und zu färben. Die beiden grossen etiolirten Sprosse konnten sich offenbar nur auf Kosten der im Stamme und den Blättern angehäuften plastischen assimilirten

Stoffe bilden, und es ist lehrreich, dass trotzdem die Ausbildung der zweiten und dritten Blüthe so mangelhaft war, denn ein kleiner Theil der Stoffmenge, welche zum Wachsthum jener Zweige nöthig war, würde hingereicht haben, einige Blüthen zu bilden, wenn es eben nur auf das Quantum und nicht auch auf die Qualität der Stoffe ankäme, und die letztere wird offenbar durch das Licht bestimmt. Bei den unter  $\alpha$  genannten Pflanzen sind dagegen die Verhältnisse wesentlich andere. Dort wird schon im vorhergehenden Sommer durch die über den Boden an das Licht emporgestreekten Laubblätter eine grosse Menge assimilirter Stoffe in den unterirdischen Theilen aufgespeichert, während die Blütenknospe sich ausbildet; es ist wahrscheinlich, dass auch diejenigen Stoffe, welche zur Ausbildung der Blüthen nöthig sind und welche eine vorgängige Lichtwirkung erfahren müssen, schon zu der Zeit sich bilden, wo die grünen Blätter dieser Pflanzen noch am Lichte thätig sind. Bei dem *Tropaeolum* und den folgenden Pflanzen dagegen schreitet die Vegetation und die assimilirende Thätigkeit der Blätter am Lichte immer fort, während von den eben erst gebildeten Stoffen, die sich also nicht in grösserer Menge anhäufen können, die Blüthen sich ausbilden; was davon in der Pflanze vorhanden ist, wenn sie ins Finstere gestellt wird, kann zur Bildung von 1—2 Blüthen dienen, ist aber dieser Vorrath erschöpft, so hört die Blütenbildung auf. Es wird natürlich noch weiterer Arbeiten bedürfen, um hier Gewissheit an die Stelle blosser Vermuthungen zu setzen. Die gegebenen Andeutungen haben keinen anderen Zweck, als die Richtung im Allgemeinen anzugeben, in welcher die Erklärung dieser Erscheinungen zu suchen sein dürfte<sup>1)</sup>.

Am 3. August stellte ich ein *Tropaeolum majus*, welches im Topf am Fenster erwachsen war, in den finstern Raum eines hölzernen Schrankes. Die Pflanze war mehrere Monate alt, hatte zahlreiche Blüthen und schon reife Früchte gehabt, befand sich aber noch im kräftigsten Zustande; sie hatte am genannten Tage 12 offene Blüthen und mehrere gefärbte Knospen; dies Alles wurde weggesehritten und nur einige kleine Blütenknospen nebst der reichen Belaubung der Pflanze gelassen, als sie in den finstern Raum gestellt wurde. Am 25. August waren sämmtliche, früher grünen Blätter gelb und trocken geworden; es hatten sich zwei etiolirte Triebe von 60 und 80 cm Länge gebildet, mit Blättern, deren Lamina 2—3 mm breit und gelblich-weiss war, während die Internodien völlig farblos blieben. Trotzdem hatten die in so grosser Menge in den Pflanzen disponibeln Stoffe nicht genügt, den Blütenknospen zur Ausbildung zu dienen; diese waren allerdings ein wenig gewachsen und ihre kleinen, verkümmerten Blumenblätter hatten sich auch fahl gelbröthlich gefärbt; aber diese Entwicklung im Finstern war doch eine

<sup>1)</sup> Die theoretische Verwerthung dieser Thatsachen findet man in meiner Abhandlung: „Ueber Stoff und Form der Pflanzenorgane“ (1880). Zusatz 1892.

sehr geringe und abnorme. Dafür wuchsen aber drei Früchte zu einer mehr als gewöhnlichen Grösse heran und fielen bei der Berührung ab, wie es die reifen Tropäolumfrüchte zu thun pflegen. Meine Hoffnung, sie keimen zu sehen, ging indessen nicht in Erfüllung, vielleicht aber nur deshalb, weil ich sie vor dem Einlegen in die Erde zu stark hatte austrocknen lassen. Diese Früchte waren schwer und voll anzufühlen, wie normal gebildete, aber sie waren völlig farblos.

#### 7. Cheiranthus Cheiri.

Eine im Topf erwachsene Pflanze wurde am 2. Februar 1862 in meinem Zimmer mit einem verdunkelnden Reecipienten von blauem Akten-deekel bedeckt. Sie besass 40 grüne Blätter und am Gipfel eine Inflorescenz, deren älteste Knospen ungefähr die Hälfte ihrer definitiven Grösse erreicht hatten. Im Verlauf von fünf Wochen wurden die unteren 20 Laubblätter orangegelb, die höheren begannen erst später zu vergilben, indem die Entfärbung (Zerstörung der Chlorophyllkörner mit Hinterlassung gelber, fettartig glänzender Körnchen) vom Rande her gegen den Mittelnerven hin fortschritt. Es entwickelten sich unter der Inflorescenz einige kleine Sprosse mit fast weissen Blättern; die Spindel des Blütenstandes streckte sich und blieb farblos; von den Blütenknospen kamen nur die ältesten zur Entfaltung, die selbst bei ihnen eine kümmerliche war; die braungelbe Färbung der Corolle war ziemlich fahl; die jüngeren Blütenknospen waren etwas gewachsen, aber völlig farblos, und begannen zu verderben.

#### 8. Cucurbita Pepo.

Eine in einem grossen Blumengefäss im Garten erwachsene Kürbispflanze mit zahlreichen Blättern und Blütenknospen, deren älteste 2 em lang war, wurde im August 1862 in den grossen Schrank gestellt. Nach 8 Tagen waren die ältesten Blätter vertrocknet, die jüngeren gelb geworden, die jüngsten, schon vorher grünen, waren kaum gewachsen. Die Stiele der Blütenknospen hatten sich ausserordentlich verlängert und waren weiss. Die Kelchzipfel aber hatten sich gebräunt, und die bereits erkrankten Knospen liessen auf keine weitere Entwicklung hoffen.

Ein anderes, ebenso erwachsenes, doch kräftigeres Exemplar wurde nun mit Blütenknospen<sup>1)</sup> von 6—8 em Länge, deren Corolle schon gelb gefärbt war, in den Schrank gestellt. Diese Knospen wuchsen in den nächsten Tagen noch merklich und öffneten sich, jedoch nicht vollkommen, indem die Corolle ihre Knospenlage theilweise beibehielt, nur die Zipfel wichen auseinander. Die so entfalteten Blüten schrumpften aber nachher zusammen, gleich denen am Licht, und fielen nach zwei Tagen ab. Sechs Tage später

<sup>1)</sup> Sie waren sämmtlich männlich; weibliche Blüten entwickeln sich selten an den im Topf erzeugten Kürbispflanzen.



hatten sich aber auch jüngere Knospen, welche bei dem Einstellen in das Finstere nur 3 cm lang waren, weiter entwickelt; sie erreichten 8 bis 10 cm Länge und blühten dann gleich den ersten auf; ihre weissen Stiele hatten sich bis zu 20 und 25 cm Länge bei völlig weisser Färbung entwickelt; die Blüthen selbst boten aber, mit Ausnahme des unvollkommenen Oeffnens, keine merklichen Abnormitäten dar (ob die Antheren den Pollen entliessen, habe ich vergessen aufzuschreiben).

#### 9. Papaver Rhoeas.

Im Mai 1863 wurden möglichst kräftige Mohnstöcke im freien Land mit grossen Ballen ausgegraben und in entsprechende Blumentöpfe eingesetzt. Eine der Pflanzen wurde an das Fenster und vier Töpfe (mit mehreren Pflanzen in jedem) in den grossen Schrank gestellt, um dort im Finstern ihre Blüthenknospen zu entwickeln. Die Pflanzen waren so sorgfältig ausgegraben, dass keine derselben nach dem Einsetzen welkte. An jeder Pflanze waren 1—2 Blüthen schon entfaltet und zahlreiche Knospen aller Entwicklungsgrade vorhanden.

Vier bis sieben Tage nach dem Einstellen in den Schrank hatten sich im Finstern an sämmtlichen Pflanzen Blüten entfaltet, indem sich die ältesten nickenden Knospen vorher vollständig aufrichteten. Die Kelche fielen ab. Die Blumenblätter dieser zuerst aufblühenden Blumen erreichten ihre volle Grösse und waren schön roth, doch nicht ganz so tief gefärbt, wie die im Freien. Es dauerte nach der Oeffnung der Blüthe meist 2—3 Tage, bis sich die Falten und Knitter der Blumenblätter verloren (bei 12—15° R.) und bis sie völlig glatt und straff wurden. Da ich im Freien niemals solch faltige Blumenblätter sah, selbst frühmorgens bei frisch entfalteten Blumen, so muss ich annehmen, dass dies eine Wirkung des Lichtmangels ist; aber auch die am Fenster aufblühenden zeigten diese Eigenthümlichkeit, offenbar in Folge der mangelhaften Beleuchtung. Die dunkelvioletten Antheren entliessen reichlich ihren Pollen; es geschieht dies aber schon innerhalb der noch geschlossenen Knospe unmittelbar vor dem Aufblühen. Der Fruchtknoten dieser im Finstern erblühten Blumen war und blieb für immer gelblich-weiss, während sich die Narben röthlich färbten. Im Freien beginnt der Fruchtknoten schon vor dem Aufblühen ein wenig grün zu werden und nimmt dann am Lichte eine dunkelchlorophyllgrüne Färbung an; das Letztere thaten auch die Fruchtknoten der am Fenster erblühten Blumen. Die im Finstern entfalteten Blumenkronen erhielten sich nur 4—5 Tage, dann fielen sie ab, während in das Finstere gebrachte, im Freien aufgeblühte sich viel länger erhalten, in einem Falle 11 Tage lang.

Die 7—10 Tage nach dem Einstellen in den finstern Raum sich entfaltenden Blumen traten noch langsamer aus ihrem Knospenzustande hervor; sie sahen anfangs aus, als ob man geschlossene Knospen gewaltsam geöffnet

hätte; diese jünger in das Finstere gekommenen Knospen entfalteten sich dann zwar mehr, sie glätteten ihre Blumenblätter aber nicht; diese blieben vielmehr faltig und nahmen auch keine so freudige Färbung an, wie die ersten; sie waren fahl ziegelroth. Bei den meisten waren die Staubfäden verdorben und entliessen keinen Pollen. Es scheint dieses aber nur eine Folge der mangelhaften Ernährung im Finstern, bei sistirter Assimilation zu sein; denn eine abgeschnittene, am Fenster im Wasser stehende Pflanze, welche die erste Blüthe normal entfaltet hatte, zeigte dann an der späteren zweiten dieselbe Abnormität der Staubfäden, während dicht daneben die im Topfe vegetirende (am Fenster) immer gesunde Antheren in den sich entfaltenden Blüthen zeigte, die viel Pollen entliessen.

Auch nach dem 10. Tage begannen noch Knospen sich zu öffnen, die also in früheren Zuständen dem Lichte entzogen worden waren. Bei diesen war jedoch die Entfaltung in jeder Hinsicht unvollkommen. Sie warfen den Kelch ab, aber die Corolle blieb in der gefalteten Knospenlage, etwas aufgebauscht ohne sich später zu expandiren. Die Färbung erreichte nicht einmal das Ziegelroth, sondern blieb hell fleischroth. Die Staubfäden aller dieser Blüthen waren verdorben und hatten keinen Pollen entlassen; auch die Fruchtknoten waren gebräunt.

Zwölf bis vierzehn Tage nach dem Einstellen in das Finstere entfaltete sich keine Knospe mehr. Die noch vorhandenen ungefähr halbwüchsigen bis sehr kleinen Knospen hatten ihre grüne Farbe verloren, waren bräunlich und vertrocknet, die darin enthaltenen Blüthentheile missfarbig. Nur aus einigen mittleren Blattachseln hatten sich jüngere etiolirte Triebe entwickelt, mit 6—8 cm hohem, weissem Basalglied, mit Blättern, welche an der Basis farblos waren und mit kleinen farblosen Blüthenknöspchen. Während des Aufenthaltes im Finstern wurden die unteren Laubblätter nicht gelb, sondern missfarbig und schlaff, die oberen erhielten sich 14 Tage lang grün; die am Fenster blieben sämmtlich dunkelgrün. Interessant war mir das Eintreten einer schon vorher vermutheten Erscheinung. Als ich nach 14tägiger Verdunkelung die Stengeltheile zerschnitt, floss an keiner Stelle weisser Milchsaft hervor; es trat überall nur eine äusserst geringe Menge einer fast farblosen, trüben Flüssigkeit aus; bei der am Fenster frisch gebliebenen und weiter wachsenden Pflanze dagegen quoll überall an den höheren Stammtheilen, besonders unterhalb der Knospen, ein dicker Tropfen weissen Milchsaftes nach dem Durchschneiden heraus, so wie im Freien. Es bestätigt dies die Ansicht, dass der Milchsaft Reservenernährung enthält<sup>1)</sup>, welche im Finstern gleich dem Amylum der etiolirten Keimpflanzen<sup>2)</sup>, aufgebraucht wird. Die Blumenkrone ist innerhalb grösserer Knospen, deren

1) Flora 1863. No. 5, p. 69.

2) Bot. Ztg. 1862 No. 44. Vergl. hier den vierten Abschnitt (Zusatz 1892).

inneren Raum sie bereits erfüllt, noch farblos; sie enthält aber schon den Stoff, aus welchem sich die rothe Farbe bildet. Ich legte eine grössere Zahl solcher Knospen mit geöffnetem Kelch auf Wasser, theils am Fenster, theils im Finstern. In beiden Fällen wurden sie nach 4—6 Tagen theils fleischroth (die jüngeren) theils dunkelziegelroth.

### 3. Ueber die Grenze des Wachsthum's im Finstern.

Neubildung und Wachsthum von Pflanzenorganen ist nur dann möglich, wenn an den Bildungsorten und in den wachsenden Zellen bildungsfähige, plastische Stoffe sich vorfinden, oder wenn sie aus anderen Theilen der Pflanze dorthin geführt werden. Dies gilt in gleicher Weise für die im Lichte, wie für die im Finstern wachsenden. Aber in Bezug auf die Quelle, aus welcher der bildungsfähige Stoff geschöpft wird und die Nachhaltigkeit derselben, macht sich in beiden Fällen ein grosser Unterschied geltend. So lange die Pflanze ihre grünen Blätter dem Lichte entgegenbreitet, ist sie im Stande, wenn Boden, Feuchtigkeit, Luft und Temperatur genügen, immerfort organische Substanz aus unorganischem Material zu bilden, indem die Chlorophyllhaltigen Zellen unter Mitwirkung des Tageslichtes kohlenstoffhaltige organische Verbindungen, unter Abscheidung von Sauerstoff, erzeugen. Diese Verbindungen sind das Substrat des in der ganzen Pflanze erfolgenden Stoffwechsels und nach mehr oder minder weitgreifenden Veränderungen liefern sie das Material zur Bildung und zum Wachsthum neuer Organe. Daher wird eine Pflanze, so lange sie am Lichte, unter sonst günstigen Bedingungen wächst, sich nicht nur nicht erschöpfen, sondern immer fort an Masse zunehmen, indem sie ihre neuen Organe, in immer wachsender Zahl entfaltet; die Gestaltungsvorgänge können sich ungehindert bethätigen, da zugleich mit dem Verbrauch des Materials an den wachsenden Stellen auch immerfort neue Quantitäten desselben gebildet und den neuen Organen zugeleitet werden<sup>1)</sup>.

---

1) Wenn ich hier mit der Bestimmtheit vollster Ueberzeugung über Vorgänge des vegetabilischen Stoffwechsels spreche, welche auch jetzt noch von Botanikern hie und da bezweifelt werden mögen, so stütze ich mich dabei auf die Gründe, welche ich nach verschiedenen Richtungen in folgenden sechs Abhandlungen darzulegen versucht habe: 1. „Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern“, in Pringh.'s Jahrb. f. w. Bot. III. p. 183. 2. „Beobachtungen und Ansichten über den absteigenden Saft“ in Nördlinger's kritischen Blättern, 45. Bd. I. Heft. 3. „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern“, bot. Ztg. 1862. No. 44. 4. „Ueber die Entstehung der Stärke in den Blättern“, Monatshefte der Annalen der Landwirthschaft, Berlin 1863. Januarheft. 5. „Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch versch. Gewebeformen“, in Flora 1863. No. 3. 6. „Beobachtungen über das Verhalten einiger assimilirten Stoffe bei dem Wachsthum der Pflanzen“ in der Zeitschrift der „landwirthschaftlichen Versuchsstationen“ 1863. Heft 13.



Ganz anders gestalten sich aber die Verhältnisse derselben Pflanzen, wenn sie in finsternen Räumen wachsen. Sind Wärme, Feuchtigkeit und Luft auch hier im Stande, die verschiedenen Gestaltungsvorgänge anzuregen und zu unterhalten, so kommt doch eher oder später ein Moment, wo dieser Bildungstrieb aufhört, thätig zu sein; er kann sich nicht mehr bethätigen, sobald die Bildungsstoffe aufgebraucht sind. Denn die im Finstern vegetirende Pflanze ist ganz und gar auf die assimilirten Stoffe angewiesen, welche sie in ihren eigenen Geweben enthält und in das Finstere mitbringt: Die im Finstern entwickelte etiolirte Keimpflanze zehrt von den Reservestoffen, welche die Mutterpflanze am Lichte bereitet hatte, und eine mit grünen Blättern versehene, vegetirende Pflanze, welche dem Lichte entzogen und in einen finsternen Raum gestellt wird, kann nur dann weiter wachsen, wenn sie schon vorher im Lichte assimilirte plastische Stoffe selbst gebildet und in ihren Geweben angehäuft hatte. Die Neubildung von organisirbaren Stoffen ist im Finstern unmöglich, so lange die Pflanze von aussen nur Kohlensäure, Wasser, stickstoffhaltige Substanzen und die bekannten Salze aufnimmt. Denn, um aus diesem Material die organische Pflanzensubstanz zu bilden, ist die Abscheidung beträchtlicher Quantitäten von Sauerstoff unumgänglich nöthig, und wir wissen, dass diese Abscheidung nur dann erfolgt, wenn Tageslicht von grösserer Intensität in chlorophyllhaltige Zellen fällt. Den im Finstern gekeimten Pflanzen fehlt aber das eigentliche Chlorophyll und den mit grünen Blättern in die Finsterniss gebrachten nützt es nichts, weil Chlorophyll ohne Licht seine assimilirende Thätigkeit nicht fortsetzen kann. Wenn nun also durch das Wachsthum im Finstern nur plastisches Material verbraucht wird, ohne dass ein Ersatz des Letzteren durch Assimilation stattfindet, so muss nothwendig mit dem Verbrauch des Vorrathes dem Wachsthum der etiolirten Theile eine unüberwindliche Grenze gesetzt sein. Aber noch eine andere Ursache trägt dazu bei, den Vorrath organisirbarer Substanz zu vermindern und somit den Eintritt jener Grenze zu beschleunigen; es geschieht dies durch die dauernde, ununterbrochene nächtliche Athmung, die beständige Ausscheidung von Kohlensäure im Finstern, welche nothwendig mit einer Zerstörung organischer Substanzen verbunden ist, da der Kohlenstoff der ausgeathmeten Kohlensäure nur von diesen stammen kann. Die Untersuchungen Boussingault's und Vogel's über die Veränderung der Elementarbestandtheile bei der Keimung im Finstern zeigen, dass der Verlust an organischer Substanz durch das Etiement ein sehr grosser ist<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Boussingault, Landwirthschaft I, p. 25 und Vogel, Beiträge zur Kenntniss des Verhältnisses zwischen Licht und Vegetation in Flora 1856. No. 25. (Derartige Betrachtungen wären gegenwärtig ziemlich überflüssig; man schlage jedoch die im Jahre 1863 und später allgemein verbreiteten Lehrbücher von Seubert und Schacht nach, um zu erfahren, was damals auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie gelehrt wurde. Zusatz 1892.)

So ist es also durch die Bedingungen der vegetabilischen Ernährung und Athmung durchaus begreiflich, warum das Wachsthum im Finstern immer ein begrenztes ist, denn keine grünblättrige Pflanze sammelt zu irgend einer Zeit so viel Reservestoffe in irgend einem Theile an, um aus diesen später den ganzen Entwicklungszyklus im Finstern wiederholen zu können; es gilt dies selbst von den Zwiebeln der Hyazinthe, Tulpe u. s. w., welche im Finstern ihre Blüthen entfalten, denn diese Pflanzen entwickelten keine Samen und sie würden auch nicht im Stande sein, denselben Prozess noch einmal im Finstern zu wiederholen, ohne vorher hinreichend lange dem Licht ausgesetzt gewesen zu sein. Das Aussetzen der im Warmhause getriebenen Pflanzen hat sicherlich keinen anderen Zweck, als ihnen Gelegenheit zur Ansammlung assimilirter Stoffe bei kräftiger Beleuchtung zu gewähren. Die blosse Thatsache, dass eine Pflanze grüne Blätter hat, ist ein Beweis, dass sie wenigstens zeitweilig des Tageslichtes bedarf, um Bildungsstoffe für ihr ferneres Wachsthum zu sammeln.

Uebereinstimmend mit dem bisher Gesagten findet bei der Vegetation im Finstern die Regel statt, dass die Zahl und Grösse der Organe, das ungefähre Gesamtvolumen der etiolirten Pflanze immer in einem gewissen Verhältniss steht zu der Stoffmasse, welche sie ins Finstere mitbringt, während dagegen bei der Vegetation im Lichte, die Grösse und Zahl der Organe, das Gesamtvolumen und die Gesamtmasse der entwickelten Pflanze unter sonst gleichen Umständen nicht von der Grösse der Samen und der Masse der Reservennahrung überhaupt abhängt, sondern vielmehr von der specifischen Fähigkeit der Pflanze, mehr oder minder ausgiebig zu assimiliren und damit übereinstimmend zu wachsen. Es würde sehr weitläufige Untersuchungen nöthig machen, das eben Gesagte durch Maass und Gewicht darzustellen, weil man hierbei zahlreichen und nicht leicht zu bewältigenden Nebenumständen würde Rechnung tragen müssen. Das, was ich meine, macht sich aber äusserlich dem Auge in auffallender Weise geltend und soll zunächst auch nur in so weit Geltung haben<sup>1)</sup>. Lässt man die Samen von *Nicotiana*, *Portulaca oleracea*, *Brassica*-Arten, *Polygonum Fagopyrum*, *Triticum*, *Helianthus annuus*, *Mirabilis Jalappa*, *Zea Mais*, *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus*, und *Vicia Faba* im Finstern so lange wachsen, bis sie an der äussersten Grenze ihrer Entwicklung angelangt sind, so ist nicht zu verkennen, dass das winzig kleine Pflänzchen, welches sich aus dem Tabaksamen entwickelt hat, im Verhältniss steht zu der Kleinheit des Samens, die mächtige etiolirte Pflanze dagegen, welche sich aus dem Samen von *Phaseolus multiflorus* und dem von *Vicia Faba* bildet, steht ebenfalls

<sup>1)</sup> Bei der geringen Beachtung, welche alle diese Beziehungen bisher gefunden haben, scheint es mir gegenwärtig nützlicher, die Erscheinungen in ihren allgemeinsten Umrissen aber im Zusammenhang darzustellen, während es Aufgabe weiterer Untersuchungen sein muss, die einzelnen Erscheinungen weiter zu verfolgen.

wieder im Verhältniss zu der Grösse der Samen und der Masse der darin enthaltenen Reservestoffe. In der eben gegebenen Aufzählung sind die Samen ihrer Grösse nach geordnet und die etiolirten Pflanzen, welche sich aus ihnen entwickeln, würde man, wenn es darauf ankäme, sie ihrer Grösse nach zu ordnen, genau in dieselbe Reihenfolge stellen müssen. Vergleicht man ferner z. B. das winzige etiolirte Keimpflänzchen von *Beta vulgaris* mit dem Busch zahlreicher grosser Blätter, welche eine überwinterte Rübe im Finstern produziert, so muss man zugeben, dass in beiden Fällen das Produkt der Quantität des Materials entspricht; dasselbe Resultat ergiebt ein Vergleich zwischen dem kleinen etiolirten Keimpflänzchen von *Allium Cepa* und dem mächtigen Busch gelber Blätter, der sich gleichzeitig aus einer Zwiebel im Finstern entwickelt.

Ganz anders ist es aber, wenn man die Pflanzen neben einander hält, welche sich im Freien, im Lichte aus kleinen und grossen Samen während einer Vegetationsperiode entwickeln. Hier entscheidet in letzter Instanz die Fähigkeit der Pflanze, mehr oder minder rasch zu assimiliren und die gewonnenen Assimilationsprodukte zum Aufbau neuer Organe zu benutzen. Es ist kein grosser Unterschied im Gewicht einer grossen Bohne und einer Eichel, es ist aber ein sehr grosser Unterschied in Zahl, Grösse und Gewicht der Organe, welche sich binnen 4—5 Monaten aus beiden entwickeln. Umgekehrt ist eine Kartoffelknolle vieltausendmal schwerer und grösser als ein Tabaksame, aber die Pflanzen, welche sich binnen 5—6 Monaten aus beiden entwickeln, sind weniger verschieden, und das Uebergewicht würde eher auf Seiten einer kräftigen Tabakstaude liegen; vergleicht man aber, was sich aus dem Tabaksamen und der Kartoffelknolle im Finstern bildet, so steht beides ungefähr in demselben Verhältniss wie der Same zur Knolle.

Von den bisherigen Betrachtungen sind aber die des Chlorophylls entbehrenden Pflanzen ausgeschlossen. Unter ihnen finden sich in der That Beispiele, wie die unterirdischen Pilze, welche ihren ganzen Lebenslauf im Finstern vollenden, oder welche innerhalb des Bodens versteckt erstarken und erst zuletzt mit ihren Fruktifikationsorganen an das Licht hervortreten, wie es bei vielen *Agaricus*- und *Boletus*-Arten, bei *Neottia nidus avis* und *Monotropa*<sup>1)</sup> der Fall ist. Bei solchen Pflanzen muss nothwendig die Ernährung auf einer andern Basis beruhen, als bei den grünblättrigen. Die Erzeugung organisirbarer Substanz aus unorganischem Material ist nur denkbar unter gleichzeitiger Abscheidung von Sauerstoff; eine solche ist aber bei diesen Pflanzen nicht beobachtet worden<sup>2)</sup>, wie schon aus dem Mangel des Chlorophylls zu vermuthen war. Dies genügt vollständig zu der Annahme,

<sup>1)</sup> Duchartre, Ann. d. sc. nat. 1846. VI. p. 29 ff.

<sup>2)</sup> Vergl. Grischow in Meyen's Phys. II. p. 159 und Marcet ebenda, so wie in Froriep's Notizen 1835. No. 21. Bd. XLIV.



das jene Pflanzen ihre organisirbaren Stoffe nicht aus Kohlensäure, Wasser und anderen unorganischen Substanzen selbst bereiten, sondern dass sie Verbindungen mit Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff u. s. w. in organischer Form von aussen aufnehmen, die sie in den Zersetzungsprodukten organischer Körper an ihren Standorten vorfinden müssen. Nur so ist es begreiflich, wie diese Pflanzen bei ihrer Ernährung des Tageslichtes entbehren können, und zugleich folgt daraus, dass wenn sie später an das Licht hervortreten, sie dies nicht deshalb thun, um gleich den grünblättrigen in der Beleuchtung eine Bedingung ihrer Assimilation zu suchen; denn das Licht wirkt nur insofern auf die Assimilation (d. h. auf Bildung organischer Stoffe aus unorganischem Material), als es mit dem Chlorophyll zusammen trifft; wenigstens berechtigt bis jetzt keine Thatsache zur gegentheiligen Annahme. Was die echten Schmarotzer betrifft, so sind diejenigen, welche kein Chlorophyll besitzen, auch sicherlich darauf angewiesen, die ganze Masse ihrer organisirbaren Substanz aus der Nährpflanze aufzunehmen, während bei denen, welche grüne Blätter am Lichte entfalten, gewiss wenigstens ein mehr oder minder grosser Theil<sup>1)</sup> der organisirbaren Masse durch selbstständige Assimilation aus unorganischem Material bereitet wird, indem sie entweder nur einen Theil der organisirbaren Substanz der Nährpflanze entziehen, oder indem sie nur unorganische, noch nicht assimilirte Stoffe aus den Saftwegen derselben entnehmen, wie es wahrscheinlich bei *Viscum* der Fall ist.

Wieder zu den chlorophyllbildenden Pflanzen zurückkehrend, wurde oben deduzirt, dass ihr Wachsthum im Finstern nur so lange möglich sein könne, als sie assimilirte, organisirbare Stoffe in ihren Geweben vorfinden. Durch direkte Beobachtung ist der Satz dagegen bisher nicht in seinem ganzen Umfange bewiesen, aber in Bezug auf einen der wichtigsten hier in Betracht kommenden Stoffe, das Amylum, habe ich schon früher gezeigt (botan. Ztg. 1862 No. 44), dass das Wachsthum der Keimpflanzen erst dann im Finstern aufhört, wenn die Stärke verschwunden ist, oder nur noch Spuren davon im Gewebe übrig sind; in einer anderen Arbeit führte ich an, dass auch bei einer mit grünen Blättern versehenen, dann in's Finstere gestellten Pflanze (*Tropaeolum majus*), die vorher in ihrem Gewebe aufgesammelte Stärke verschwunden ist, wenn sie im Finstern aufhört, etiolirte Triebe zu bilden (Annalen der Landwirthsch. f. d. k. Preuss. Staaten, Monatsheft: Januar 1863). Aber auch noch auf unmittelbarere Weise lässt sich

1) Dass der Parasitismus verschiedene Grade zulässt, ist bekannt; obigen Satz schliesse ich aus der Lebensweise der Parasiten (Decaisne, bot. Ztg. 1848; Pitra, bot. Ztg. 1861, No. 9; Caspary, Flora 1854, No. 37 u. 38; Uloth, Flora 1860, p. 257; de Vriese, Mémoire sur les *Rafflesias* 1853 u. a.), indem ich zugleich den Grundsatz darauf anwende, dass das Chlorophyll überall nur den Zweck haben kann, die mit Sauerstoffausscheidung verbundenen Assimilationsprozesse zu vermitteln.

zeigen, dass ohne einen Vorrath von assimilirter plastischer Substanz kein Wachsthum im Finstern möglich ist. Ist dies nämlich richtig, so darf auch eine Pflanze, welche im Lichte gekeimt, aber noch keine Reservestoffe gebildet hat, alsdann im Finstern nicht weiter wachsen. Das ist nun, wie ich durch einige Versuche fand, wirklich der Fall. Ich liess *Phaseolus nanus* am Lichte in Töpfen keimen, bis die Kotyledonen völlig ausgesogen waren und stellte die jungen grünen Pflanzen sodann in den Schrank ins Finstere; hier hielten sie sich einige Zeit unverändert ohne weiter zu wachsen und verdarben endlich.

Man würde aber den obigen Satz nicht umkehren dürfen, denn es wäre unrichtig zu folgern, dass die Entwicklung im Finstern nothwendig so lange dauern müsse, bis sämtliche Reservenahrung verbraucht ist; denn es sind Gründe denkbar, welche die weitere Entwicklung schon vor der völligen Aufzehrung der plastischen Substanz hindern können. In der That fand ich in den zusammengewickelten Kotyledonen von *Polygonum Fagopyrum*, welches im Finstern aufgehört hatte zu wachsen, die Zellen noch mit körnigen Stoffen erfüllt. Ebenso war bei der im Finstern abgeblühten Hyacinthe, Tulpe und *Crocus* noch reichlich Stärke in den Zwiebeln zu finden, es war also mehr vorhanden als zur Entwicklung der etiolirten Blätter und Blüthen nöthig war.

Das Kleinbleiben der unter 2  $\beta$  genannten etiolirten Blätter kann nicht dem Mangel an Reservestoffen zugeschrieben werden: Die Zaunrübe enthielt sicherlich mehrere hundertmal so viel Reservestoff als in einem Maiskorn enthalten ist, dennoch waren die Blätter der ersteren in ihrer Flächenentwicklung weit hinter denen der letzteren zurück. Die im zweiten Abschnitt beschriebenen Erscheinungen machen insgesamt vielmehr den Eindruck, dass, wenn auch dies Wachsthum im Finstern nur auf Kosten von assimilirten Reservestoffen möglich ist, dabei dennoch die Grösse und Art der Ausbildung der etiolirten Organe von ihrem specifischen Verhältniss zum Lichte abhängt. In dem Augenblicke, wo die organisirbaren Stoffe das Wachsthum bewirken, in den Organismus der Zellen eintreten, scheint die Beleuchtung einen Einfluss auszuüben.

### Schluss.

Aus den in den drei vorausgehenden Abschnitten gemachten Betrachtungen hebe ich folgende Sätze hervor:

1. Die auf Zelltheilungen beruhenden Neubildungen können oft in tiefer Finsterniss entstehen; sie sind im natürlichen Verlauf der Vegetation in mehr oder minder vollkommener Art gegen den direkten Einfluss des Tageslichtes geschützt, und selbst diejenigen Zelltheilungen, welche für gewöhnlich unter dem Einfluss desselben stattfinden, können auch im Finstern

hervorgerufen werden (Spaltöffnungen auf Blättern); in einzelnen Fällen können Neubildungen durch Dunkelheit begünstigt werden und es macht sich bei den Pflanzen im Allgemeinen das Streben geltend, die Neubildungs-herde dem unmittelbaren Einfluss des Lichtes zu entziehen.

2. Dagegen übt das Tageslicht in den meisten Fällen einen auffallenden Einfluss auf das Wachstum der bereits angelegten Organe aus.

Die chlorophyllbildenden Laubblätter sind in ihrem Wachstum, wie es scheint, immer abhängig vom Lichte, indem dieses ein übermässiges Längenwachstum zurückhält, andererseits aber die Breitenausdehnung begünstigt.

Die Internodien werden von dem Tageslichte in sehr verschiedenen Graden beeinflusst, entweder sie werden in ihrer Streckung fast vollständig zurückgehalten (wie die ersten Internodien der Knollentriebe der Kartoffel), oder ihr Längenwachstum wird mehr oder minder auffallend gemässigt (welches der gewöhnlichste Fall zu sein scheint), oder das Licht übt einen unmerklichen Einfluss auf ihre Verlängerung.

Das Wachstum der Blüten ist entweder unabhängig von dem unmittelbaren Lichteinfluss (wie bei den genannten Liliaceen und Irideen), oder dieser ist unentbehrlich zur Ausbildung der Knospe (wie bei Brassica, Cheiranthus, Cucurbita, Tropaeolum, Papaver). Die Entfaltung der Blüten dagegen ist, wenn die Knospe vorher hinreichend ausgebildet war, in allen untersuchten Fällen auch im Finstern möglich<sup>1)</sup>.

3. Mittelbar sind sämtliche Neubildungen und Wachstumsprozesse von dem Tageslichte bedingt, insofern dieses zu dem Assimilationsprozess, d. h. zur Bildung organisirbarer Substanz aus unorganischem Material, unentbehrlich ist; mittelbar ist selbst das Wachstum derjenigen Pflanzen vom Lichte abhängig, welche weder Chlorophyll besitzen, noch dem Lichte jemals unmittelbar ausgesetzt sind, weil dieselben von organischen Verbindungen leben, welche in letzter Instanz, mögen sie von Pflanzen oder Thieren herühren, nur durch chlorophyllhaltige Pflanzen unter dem Einfluss des Tageslichts aus unorganischen Stoffen erzeugt werden.

Mit zunehmender Vollkommenheit der Organisation macht sich immer mehr die Fähigkeit der Pflanze geltend, gleichzeitig die Neubildungs-herde dem Lichte zu entziehen und die chlorophyllhaltigen Theile dennoch dem Lichte möglichst vollkommen auszusetzen<sup>2)</sup>.

Bonn, den 9. Juni 1863.

1) Diese Angaben betreffs der Blüten sind in der folgenden Abhandlung berichtigt. Zusatz 1892.

2) Allgemein gehaltene Sätze über die Beziehung des Lichtes zu den Vegetationserscheinungen, welche den hier behandelten Gegenstand berühren, habe ich in der Litteratur fast vergeblich gesucht. Treviranus (Physiol. der Gewächse, II. 1838, p. 664 ff.) sagt, nachdem er über die Fähigkeit verschiedener Pflanzen, in mehr



oder minder hellem Lichte zu wachsen, gesprochen hat: „Nach den einzelnen Organen erwogen, bedürfen des Lichtreizes der aufsteigende Stamm, die obere Blattseite und die Blume; es bedürfen seiner nicht oder werden nachtheilig von ihm afficirt der absteigende Stock, die untere Blattseite und die Frucht. Zum Keimen der Samen ist kein Licht erforderlich.“ — „Dagegen bedarf die Knospe desselben, um die Richtung zu verfolgen (?), wozu sie von Natur den Trieb hat, nämlich des Aufsteigens.“ — „Für keinen Pflanzentheil aber ist der Reiz des Lichtes mächtiger als für die Blume, und wenn man einige Gewächse ausnimmt, bei denen die Zeugung bei noch geschlossener Blume vor sich geht, so öffnen sich alle dann, um seine Einwirkung bei dieser Verrichtung zu empfangen. Die Frucht endlich verbirgt sich behufs ihrer Ausbildung bei den meisten Pflanzen in dem Kelch unter die Blätter oder auch wohl ins Wasser und in die Erde; was anzuzeigen scheint, dass die unmittelbare Einwirkung des Lichtes auch hierbei vielmehr nachtheilig als fördernd sei.“

Nach den schon im ersten Abschnitt citirten Beobachtungen über die tägliche Periode der Bildungsvorgänge bei Algen schliesst A. Braun (Verjüngung in der Natur p. 237 u. f.): „Alle diese Beobachtungen geben das gemeinsame Resultat, dass die Auflösungs- und Entbildungsvorgänge, die bedeutenderen wie die geringeren, unter Einfluss bestimmter Wärmegrade bei Nacht eintreten, während sie auf der anderen Seite die Erfahrung bestätigen, dass der Einfluss des Lichtes die Gestaltungsvorgänge, Stoffbildung sowohl als Formbildung der Pflanze hervorruft.“ (Dergleichen nannte man damals Pflanzenphysiologie. Zusatz 1892.)

## IX.

### Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter.

1864.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1864.)

Bei meinen ersten Versuchen über den Einfluss des Lichtes auf die Blütenbildung<sup>1)</sup> brachte ich die Pflanzen mit allen ihren Organen in finstere Räume. Dabei zeigten verschiedene Pflanzen ein sehr verschiedenes Verhalten: Bei der einen Gruppe (Tulpe, Hyacinthe, Crocus und *Iris pumila*) entfalteten sich in tiefer Finsterniss Blüten von prachtvoller normaler Färbung, Gestalt und Grösse; und da die Knospen derselben, wie ich zeigte, auch unter normalen Verhältnissen im Finstern sich neubilden und heranwachsen, so sind derartige Blüten im Stande, ihren ganzen Lebenslauf im Finstern durchzumachen. Anders verhielten sich dagegen die Pflanzen einer zweiten Gruppe (*Brassica Napus*, *Tropaeolum majus*, *Cheiranthus Cheiri*, *Cucurbita* und *Papaver Rhoeas*)<sup>2)</sup>; auch sie konnten in tiefer Finsterniss, wo der grüne Farbstoff des Chlorophylls sich nicht ausbildet, ihre Blüten mit mehr oder minder normaler Färbung entfalten, aber nur dann, wenn die Blütenknospen schon vorher am Licht eine bestimmte Grösse erreicht hatten, sehr junge Knospen erfuhren dagegen eine abnorme oder keine weitere Ausbildung; da indessen einige dieser Pflanzen Blütenknospen im Finstern durch Neubildung erzeugen, so war zu schliessen, dass sich derartige Blüten nur dann im Finstern vollständig ausbilden, wenn sie einen gewissen grösseren Theil ihres Knospenwachstums im Licht vollendet hatten. Meine neuen Untersuchungen in dieser Richtung zeigen nun, dass dieser mehr äusserliche Unterschied sich eben nur als ein äusserlicher darstellt, wenn man auf die tieferliegenden Gründe und Beziehungen zurückgeht.

---

<sup>1)</sup> „Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane“; Beilage zur botan. Zeitung 1863, wo auch die Litteratur angegeben ist (vorausgehende Abhandlung).

<sup>2)</sup> *Nicotiana rustica* entwickelte im Finstern mehrere Blüten und selbst Früchte und keimfähige Samen (a. a. O. p. 5).

Man konnte geltend machen, dass bei jenen Zwiebeln und Knollen das Quantum der Reservestoffe verhältnissmässig viel grösser sei als bei den Pflanzen der anderen Gruppe, welche mit ihrer Belaubung in den finstern Raum gestellt wurden, und man konnte so das verschiedene Ergebniss in Bezug auf die Blütenbildung auf die Ernährungsverhältnisse zurückführen. Es macht sich dabei aber der merkwürdige Umstand geltend, wie schon meine früheren Beobachtungen an *Tropaeolum* und *Brassica* und noch mehr meine neueren Untersuchungen zeigen, dass die belaubten Pflanzen im Finstern, obgleich sie eine sehr beschränkte oder gar keine Blütenbildung zeigen, dennoch fortfahren vegetative Organe zu bilden, sie produziren etiolirte Stammtheile und Blätter, deren Masse gewiss hinreichen würde einige neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme. Es fehlt derartigen Pflanzen nicht an organisirbarem Stoffe überhaupt, sondern speziell an den Substanzen, welche zur Blütenbildung specifisch geeignet sind<sup>1)</sup>. Diese Erwägung führte mich zu der Annahme, dass bei den Pflanzen der ersten Gruppe in den Zwiebeln und Knollen, vielleicht in den Blütenknospen selbst, schon im vorigen Jahr durch die Thätigkeit der grünen Blätter am Licht die zur weiteren Blütenbildung geeigneten Stoffe aufgespeichert worden seien<sup>2)</sup>; dagegen nahm ich an, dass bei den Pflanzen der anderen Gruppe, wo die Bildung neuer Blüten und neuer Laubblätter gleichzeitig stattfindet oder wo doch das Laubwerk während der Blütenentfaltung am Licht thätig bleibt, die zur Blütenbildung geeigneten Stoffe, so wie sie durch die assimilirende Thätigkeit der Blätter erzeugt werden, durch den Stamm den Blütenknospen zufließen und dort sogleich durch das Wachsthum derselben verbraucht werden; eine stärkere Anhäufung derartiger Substanzen würde also bei solchen Pflanzen nicht eintreten und es wäre somit erklärlich, warum dieselben ins Finstere gestellt eine so unbedeutende Blütenbildung zeigen. Diese Annahmen konnten nun bestätigt oder widerlegt werden, wenn man den Versuch so einrichtete, dass die grünen Laubblätter der Pflanze am Licht blieben, um hier ihre assimilirende Thätigkeit fortzusetzen, während die zur Blütenproduktion bestimmten Zweige in einen finstern Raum eingeführt wurden<sup>3)</sup>. Die Ausführung einer Reihe derartiger Versuche hat für die Richtigkeit des Prinzips meiner Annahme entschieden: Die Versuche zeigen, dass die Blütenbildung im Finstern

1) Diese Thatsache war es vorwiegend, die mich später zu der Theorie der specifisch organbildenden Stoffe geführt hat. Zusatz 1892.

2) So wäre es dann auch bei allen denjenigen Pflanzen, deren Blüten im Frühjahr vor oder gleichzeitig mit den Blättern sich entfalten.

3) Vergl. bot. Zeitg. 1863 a. a. O. p. 5.



unter solchen Umständen eine oft sehr massenhafte ist und dass wenigstens eine längere Reihe von kräftig entwickelten Blüten zu Stande kommt<sup>1)</sup>, wenn auch aus unten anzugebenden Gründen hin und wieder Abnormitäten auftreten; gleichartige Pflanzen von nahezu gleicher Kraft, ganz ins Finstere gebracht, lieferten in den meisten Fällen gar keine oder höchst unbedeutende Blütenbildungen. Daraus ist offenbar zu schliessen, dass durch die fortgesetzte Assimilationsthätigkeit der Blätter am Licht die Stoffe gebildet werden, welche die Blütenknospen während derselben Zeiträume für ihr Wachsthum und ihre Entfaltung brauchen und dass sie ferner von den Blättern aus durch den Stamm in die im Finstern befindlichen Knospen hinaufgeführt werden.

Dieses Versuchsergebniss steht ohnehin im besten Einvernehmen mit der Bedeutung der Laubblätter für die gesammte Vegetation, insofern die Neubildung organisirbarer Substanz aus unorganischem Material nur durch die chlorophyllhaltigen Zellen, welche den Sauerstoff abscheiden, bei hinreichend intensivem Licht möglich ist<sup>2)</sup>; werden die grünen Blätter des Lichtes beraubt, so hört diese Thätigkeit nicht nur auf, sondern der Inhalt der Blattgewebe selbst wird zerstört, wie ich vor Kurzem näher dargethan habe<sup>3)</sup>. —

Indessen tritt bei der neuen Versuchsmethode nothwendig eine Reihe störender Umstände hinzu, welche wenigstens bei langer Versuchsdauer der Blütenproduktion im Finstern endlich Eintrag thun. Die zuerst entwickelten Blüten sind von den im Licht befindlichen Blättern, welche als Nährblätter allein und ausschliesslich in Betracht kommen, nicht weit entfernt, die in den letzteren erzeugten Stoffe brauchen nur einen kurzen Weg zurückzulegen und können in hinreichend kurzer Zeit bis in die Blütenknospen im Finstern vordringen; später verlängert sich der etiolirte Stamm, die weiteren Blütenknospen werden so immer weiter von den Nährblättern im Licht entfernt und die betreffenden Stoffe müssen endlich einen Weg von 60 bis 100 und mehr cm im Stamm zurücklegen, um bis an den Ort ihrer Bestimmung zu gelangen<sup>4)</sup>, darüber verfliessen längere Zeit und die in Entfaltung begriffenen Knospen erhalten das Material nicht zur rechten Zeit. Ganz anders verhält es sich bei den hier in Betracht gezogenen Pflanzen, wenn sie in gewohnter

1) Die einzige mir bisher bekannte Ausnahme macht *Linum usitatissimum* (s. unten).

2) Vergl. bot. Zeitg. 1863 a. a. O. p. 25.

3) „Ueber die Auflösung und Neubildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung“ in bot. Zeitung 1864 p. 289—291.

4) Es bedarf kaum einer besonderen Erwähnung, dass die hier mitzutheilenden Versuche unwiderlegliche Beweise für die Aufwärtsleistung assimilirter Stoffe darbieten, was indessen schon aus der Betrachtung der normalen Wachsthumsvorgänge geschlossen wurde: vergl. J. Hanstein, Jahrbücher für wiss. Bot. II. 392; Sachs, ebenda. III. p. 252 und Flora 1863, p. 65 ff. (Auch diese Bemerkung zeigt, um welches primitive Fragen der Physiologie es sich noch 1864 handelte. Zusatz 1892.)

Weise am Licht Blüten bilden; alsdann steht jede Blüthe oder Inflorescenz in der Achsel eines grünen Nährblattes und erhält ihren Bedarf an Bildungstoffen aus nächster Nähe. Ausserdem wird in diesem Falle bei fortgesetzter Blütenbildung auch die Belaubung vermehrt, während bei den neuen Versuchen beständig dieselben Laubblätter in Anspruch genommen werden, um ihre Produkte einer langen Reihe von Blüten zuzuwenden. Rechnet man noch hinzu, dass die etiolirten Stammtheile als krankhafte Gebilde die Fortleitung von Stoffen möglicherweise erschweren, so kann es nach alledem kaum befremden, wenn bei einigen der folgenden Versuche anfangs eine Reihe normaler Blüten im Finstern produziert wird, während die späteren mehr und mehr an Grösse und Schönheit der Ausbildung abnehmen; besonders auffallend ist diese Erscheinung bei *Tropaeolum majus*. Möglicherweise sind die angegebenen Umstände auch geeignet, die sonderbare Wahrnehmung zu erklären, dass z. B. bei *Cucurbita* und *Petunia* in der Reihe der im Finstern gebildeten Blüten einzelne mit Abnormitäten auftreten, während die vorher und später gebildeten solche nicht bemerken liessen; ich glaube dass die Zeit, welche die Stoffe von den Blättern aus bis zu den Blütenknospen brauchen, zuweilen so lang wird, dass die Stoffe, die zur Entwicklung der  $n$ ten Blüthe bestimmt waren, erst dann in die betreffende Region des etiolirten Stammes eindringen, wenn die  $(n + 1)$ te Blüthe zur Entwicklung kommt. Indessen muss die assimilirende Thätigkeit der grünen Blätter je nach der Temperatur und noch mehr der Beleuchtungs-Intensität Schwankungen unterliegen und die Assimilationsprodukte werden somit den im Finstern befindlichen Blütenknospen bald in grösserer, bald in geringerer Menge zugeführt. Es wird jedoch noch weiterer Beobachtungen bedürfen, um diese Annahme experimentell zu bestätigen. —

Auch in anderer Beziehung haben die Versuche zu einigen bemerkenswerthen Beobachtungen Gelegenheit gegeben. Es ist zunächst hervorzuheben, dass die völlig etiolirten Internodien von *Phaseolus multiflorus* und *Ipomoea purpurea* sich ebenso kräftig um die durch die Recipienten hindurchgehenden Stützen wanden und mit ihrem Gipfel die Kreisbewegung ausführten, wie die am Lichte entwickelten; ebenso zeigten die im Finstern neugebildeten Ranken von *Cucurbita* sowohl die freiwillige Einrollung als auch die durch Reizbarkeit bewirkte Umschlingung von Stützen. Diese Beobachtungen, gleich der früher für *Bryonia dioica* beschriebenen, bestätigen die bekannten Angaben Hugo v. Mohl's<sup>1)</sup>, der einen hierher gehörigen Irrthum Sennehier's bereits widerlegt hat. —

Eine andere Thatsache von Belang ist die Wurzelbildung an solche

---

1) „Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen.“ Tübingen 1827. p. 83—84 u. p. 122.

oberirdischen Stammtheilen im Finstern, wo sonst am Licht keine Wurzeln zu entstehen pflegen; für *Cactus speciosus*<sup>1)</sup> habe ich dies schon in meiner früheren Arbeit erwähnt und weitere Versuche haben immer dasselbe Resultat geliefert; ins Finstere gestellte Pflanzen bilden nach einigen Wochen regelmässig Wurzeln unter den Spitzern und in der Mitte der Sprosse; gleiche Pflanzen in beständig feuchter Luft unter einer Glasglocke am Fenster gehalten zeigten keine derartige Wurzelbildung, die also nicht der Feuchtigkeit, sondern der Abwesenheit des Lichtes zuzuschreiben ist. Vollständig etiolirte 1—2 Fuss hohe Knollentriebe von *Helianthus tuberosus* bildeten mehrere Zoll über dem Boden zwischen den ersten etiolirten Laubblättern zahlreiche in grade Reihen gestellte Adventivwurzeln von 2—6 cm Länge. Bei *Tropeolum majus* haben sich jedesmal, wenn die ganze Pflanze im Finstern stand, oder wenn die Gipfeltriebe in dunkle Recipienten eingeführt wurden, zahlreiche Adventivwurzeln an den etiolirten Internodien gebildet, sie durchbrachen aber nur die Rinde und hörten dann auf zu wachsen; ähnliches hat bei dieser Pflanze schon Irmisch<sup>2)</sup> beobachtet. Der Gipfelspross von *Veronica speciosa* bildete innerhalb eines dunklen Recipienten ebenfalls mehrere Adventivwurzeln, welche nur die Rinde durchbrachen. Selbstverständlich wurde die Wurzelnatur dieser zum Theil sehr kleinen Gebilde durch mikroskopische Untersuchung festgestellt. Alle diese Angaben zeigen, dass die Neubildung von Wurzeln durch Abwesenheit des Lichtes begünstigt oder was dasselbe heisst im normalen Verlauf durch die Beleuchtung verhindert wird und damit stimmt es sehr wohl überein, dass bei dem Epheu und ähnlich kletternden Pflanzen die Haftwurzeln auf der Schattenseite sich bilden; die epiphytischen Orchideen und Aroideen, welche sich durch ihre Luftwurzelbildung auszeichnen, leben ohnehin in einer sehr gemässigten Beleuchtung; die in meiner früheren Abhandlung angeführten Beobachtungen von Mirbel und Wigand<sup>3)</sup> über die Wurzelbildung der Brutknospen von *Marchantia* und Farnvorkeimen werden nun auf denselben Erklärungsgrund zurückzuführen sein.

Die Methode wird in ihren Einzelheiten durch die Beschreibung der Versuche selbst hinreichend klar werden, nur einige allgemeinere Bemerkungen mögen hier Raum finden. Die zum Versuch verwendeten Pflanzen waren immer in geräumigen Blumentöpfen bei guter Beleuchtung erwachsen<sup>4)</sup> und hatten bis dahin wenigstens schon deutliche Blütenknospen, meist schon mehrere Blüten, zuweilen selbst einzelne Früchte gebildet. Da ich aus

1) Bot. Zeitg. 1863 a. a. O. p. 6.

2) Beiträge zur vergl. Morphologie. Halle 1854. p. 44.

3) Bot. Zeitg. 1863. a. a. O. p. 7—8.

4) Ich bin immer dem Grundsatz treu geblieben, Pflanzen, die zu wissenschaftlichen Versuchen dienen sollten, selbst zu kultiviren, nicht aber beliebige Gewächshauspflanzen zu benutzen. Zusatz 1892.



meinen früheren Versuchen schon wusste, dass ältere ungefähr halbwüchsige Blütenknospen mit noch ungefärbter Corolle im Finstern sich gewöhnlich



Fig. 7.

Apparat zum Wachsthum der Blüten im Finstern; die Pflanze ist *Ipomaea purpurea*, im Topf *r* (rechts) erwachsen; alle Seitensprosse abgeschnitten; der Gipfel der Pflanze war als Terminalknospe durch den gespaltenen Kork *K* des aus Pappdeckel bestehenden Recipienten *R* eingeleitet und ist dort weiter gewachsen — *F* im Finstern entstandene Blüten, *bb* etiolirte Blätter. — *St* ein kräftiger Stab, auf welchem der mit Deckel *D* versehene Recipient ruht. — *R*<sup>2</sup> ein aus Pappdeckel bestehender Cylinder übergestülpt, um die Wärme von *R* zu mässigen.

entfalten, so wurden bei den neuen Versuchen immer viel kleinere Blütenknospen ins Finstern eingeführt und es ist hervorzuheben, dass in einzelnen

Fällen (*Cucurbita*, *Petunia*) die zuletzt im Finstern entwickelten Blüten bestimmt auch erst im Finstern durch Neubildung entstanden waren, bei *Cucurbita* scheint es sogar, als ob die Neubildung von Blütenknospen durch Finsterniss geradezu begünstigt würde.

Die Recipienten, in welche die Gipfelknospen eingeführt wurden, bestanden aus Pappdeckel von 1,5—2 mm Dicke und waren von aussen mit schwarzem Glanzpapier überzogen. Aus diesem höchst undurchsichtigen Material liess ich mir eine hinreichende Anzahl verschieden grosser Hohlcyylinder anfertigen (Fig. 7 *RR*), die auf der einen Seite (Basis) geschlossen, auf der andern mit einem abnehmbaren Deckstück (Fig. 7 *DD*) versehen waren, also wie gewöhnliche Schachteln geöffnet und geschlossen werden konnten. Der abnehmbare Deckel ist nöthig zu wiederholter Beobachtung der im Recipienten vegetirenden Sprosse. Die Löcher zur Einführung der Gipfelknospen müssen so weit sein, dass diese bei dem Durchstecken nicht beschädigt werden; um das hier eindringende Licht abzuhalten, wird dann der überflüssige Raum durch einen in geeigneter Weise gefeilten, durchbohrten und halbirtten Kork geschlossen (Fig. 7 *K*). Derselbe dient zugleich dazu, das durchtretende Internodium in geeigneter Richtung ohne Quetschung festzuhalten, die etwa noch übrig bleibenden kleinen Zwischenräume werden mit Baumwolle verstopft. Für die Versuche mit *Cucurbita* wurden aus gleichem Material verfertigte Recipienten von parallelopipedischer Form (als liegende quadratische Säulen) angewendet; ausser dem Loch zur Einführung des Sprosses wurde hier eine Art Thür angebracht, um gelegentlich den Inhalt beobachten zu können.

Der in den Recipienten vorhandene Grad von Dunkelheit kann natürlich nicht als absolute Finsterniss bezeichnet werden, und eine solche zu erzeugen, ist für unsern Zweck auch völlig überflüssig. Eine Erscheinung hängt offenbar von der Temperatur ab, wenn sie sich mit zu- und abnehmender Temperatur in bestimmter Weise ändert, ebenso hängt nur dann eine Erscheinung von der Beleuchtung ab, wenn sie sich mit zu- und abnehmender Lichtintensität in bestimmter Weise ändert, zur Feststellung dieser Abhängigkeit bedarf es keiner absoluten Finsterniss, ebensowenig wie es zur Feststellung des Gesetzes zwischen Dampfspannung und Temperatur einer Beobachtung bei absolutem Nullpunkt der Temperatur bedarf. Wenn man unter geeigneten Verhältnissen in tiefer Dunkelheit normal gefärbte und geformte Blüten wie bei vollem Tageslicht erhält, so ist das ganz hinreichend zu dem Beweis, dass der unmittelbare Einfluss des Lichtes auf die Blütenknospe selbst ohne Bedeutung ist; der Einwurf, man habe ja nicht bei absoluter Finsterniss beobachtet<sup>1)</sup>, beruht auf Verkennung der einfachsten

<sup>1)</sup> Auch diese Bemerkung mag zeigen, mit welchen Anschauungen man noch 1864 auf dem Gebiet der Pflanzen-Physiologie zu kämpfen hatte. Zusatz 1892.

Prinzipien der induktiven Methode. Wenn in demselben dunklen Raum dagegen die Internodien und Laubblätter weder ihre normale Färbung noch ihre normale Form erreichen, so genügt dies zu der Schlussfolgerung, dass die Ausbildung dieser Organe von der Beleuchtungsintensität abhängt. In Ermangelung einer irgendwie geeigneten photometrischen Methode für derartige Untersuchungen ist das Beste, die für das Licht empfindlichen Pflanzenorgane selbst als Photometer zu benutzen; ich habe in diesem Sinne die Dunkelheit immer in dem Grade herzustellen gesucht, dass ein vollständiges Etiolement aller vegetativen Theile zu Stande kam; bei allen folgenden Versuchen ist unter Finsterniss demnach eine so tiefe Dunkelheit oder ein so geringer Lichtgrad zu verstehen, dass die Blätter der betreffenden Sprosse keine Spur von grüner Färbung zeigten. Es ist unmöglich, die in dem finsternen Recipienten entwickelten Sprosse mit ihren weissen Internodien, kleinen und gelben Blättchen zu sehen, ohne zugleich überzeugt zu sein, dass der lokale Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der vegetativen Organe ein überaus grosser, auf das der Blüten ein unmerklicher ist. Bei der Art, die Pflanze selbst als Photometer zu benutzen, wie ich es thue, sind zumal die Kelchblätter werthvoll; gleich anderen chlorophyllhaltigen Organen unterbleibt auch bei ihnen in hinreichender Finsterniss die Grünfärbung und so erhält man an derselben Blüthe, deren Corolle prächtig gefärbt ist, durch das Etiolement des Kelches den unumstösslichen Beweis der tiefen Dunkelheit, in welcher sich beide bildeten.

Wenn nun die Entwicklung der Blüten im Finstern eine Folge der Wirkung des Lichtes auf die ausser dem Recipienten befindlichen Blätter ist, so muss die erstere sich um so günstiger gestalten, je grösser die Zahl der letzteren und je intensiver deren Beleuchtung ist. Beide Bedingungen konnten indessen oft nur unvollkommen erfüllt werden. Die Versuchspflanzen konnten nicht sehr viele Blätter besitzen, weil ich des mir zu Gebote stehenden Raumes wegen nur mässig grosse Pflanzen benutzen durfte und was die Beleuchtung der Blätter betrifft, so war dieselbe unvollkommen, wie bei allen Vegetationsversuchen in geschlossenen Räumen<sup>1)</sup>. Mit Ausnahme der Kürbispflanzen und eines *Tropaeolum* standen die Versuchspflanzen an den nach Westen gerichteten Fenstern meiner Wohnung, wo sie bei heiterem Wetter höchstens Nachmittags einige Stunden von der Sonne getroffen wurden, Vormittags und an trüben Nachmittagen war es nur das diffuse Tageslicht der westlichen Hälfte des Himmels, welches die grünen Blätter der Versuchspflanzen traf. Unter solchen Umständen erhalten die Pflanzen noch nicht die Hälfte von der Lichtmasse, welche eine im Freien stehende Pflanze trifft, worauf ich schon

1) Vergl. meine Bemerkungen darüber in dem Aufsatz „Ueber die Hindernisse bei Vegetationsversuchen in geschlossenen Räumen“ in der Zeitschrift „die landwirthsch. Versuchsstationen“ II. 201 ff.



vor fünf Jahren aufmerksam gemacht habe, und ich zweifle nicht, dass die Blütenbildung in den Recipienten noch weit kräftiger gewesen wäre, wenn die grünen Blätter von allen Seiten her das volle Tageslicht empfangen hätten. (Vergl. den Anhang. Zusatz 1892.)

Wenn die Pflanze von der Sonne getroffen wird, so bescheint dieselbe gewöhnlich auch den Recipienten, und in diesem steigt alsdann die Lufttemperatur nicht selten bis nahe an die obere Temperaturgrenze des Pflanzenlebens; so beobachtete ich in einigen Fällen, wo Thermometer in die Recipienten eingeführt waren, eine Erwärmung bis  $43^{\circ}$  C. Um diesen schädlichen Einfluss der Sonnenstrahlen zu beseitigen, müssen die Recipienten durch vorgestellte Schirme beschattet werden und in sehr geeigneter Weise kann dies dadurch geschehen, dass man einen grösseren Recipienten umgekehrt (R. 2) über den anderen hängt; die Erwärmung trifft dann vorzugsweise die Luftschicht zwischen beiden. Zur Vergleichung mit den nach der neuen Methode behandelten Pflanzen wurden, wie schon erwähnt, möglichst gleichartige Pflanzen ganz in einen finsternen Raum (einen Wandschrank in demselben Zimmer) gestellt; ich erwähne dies, um die Bemerkung daran zu knüpfen, dass, wie die Beschreibung der Versuche zeigt, nicht nur in Bezug auf die Blütenbildung der betonte Unterschied hervortritt, sondern auch die Laubblätter verhalten sich dabei ganz verschieden. Die am Licht befindlichen Blätter der Versuchspflanzen bleiben grün, während im Recipienten mächtige etiolirte Sprosse und zahlreiche Blüten sich bilden; die im Finstern befindlichen Laubblätter werden dagegen ausgesogen, verschrumpfen und fallen ab, während verhältnissmässig kleinere etiolirte Sprosse und keine oder wenig Blüten sich bilden<sup>1)</sup>. Im ersten Falle entstehen die Neubildungen im Finstern also offenbar durch die von den Blättern erst während der Versuchsdauer gebildeten Assimilationsprodukte, während im anderen Fall die vorher in der Pflanze bereits niedergelegten Stoffe das Material zu den ferneren Neubildungen liefern und in gleicher Weise scheint der ganze Inhalt der Chlorophyllzellen der Blätter ausgenutzt zu werden. Im ersten Falle ist es die Arbeit der Chlorophyllzellen, im zweiten ihre Substanz, welche den im Finstern gebildeten Theilen zu Gute kommt. Für die in meiner Wohnung gemachten Beobachtungen führte ich ein Journal über die tägliche Beleuchtung und Temperatur; es wurde für jeden Vor- und Nachmittag der trübe oder heitere Zustand des Himmels und der Sonnenschein angemerkt; die Temperatur des Zimmers wurde an einem im Schatten aufgestellten Maximum-Minimumthermometer abgelesen und ein im Wand-

<sup>1)</sup> Auch die etiolirten Stammtheile und Blätter sind bei den ganz ins Finstere gestellten Pflanzen meist kleiner, die ersteren zumal dünner, als da, wo sie sich im Recipienten zwar auch im Finstern entwickeln, aber durch die Blätter am Licht ernährt werden; vergl. meine „Vorlesungen“ 1887, p. 539. Zusatz 1892.

sehrank hängendes Thermometer täglich zur Zeit des Maximums und Minimums beobachtet. Aus diesen Notizen sind die im Folgenden gemachten Angaben entnommen.

### *Tropaeolum majus*<sup>1)</sup>.

Die Blüten der zu den folgenden Versuchen benutzten Varietät haben feuerigroth gefärbte, zuweilen ins Bräunliche spielende Blumenblätter, diese Färbung ist aus Roth und Gelb gemischt, die Epidermiszellen enthalten einen rothen Saft, in welchem gelbe Körner schwimmen, die inneren Zellsehichten enthalten nur gelbe Körner.

Versuch 1. Am 8. September 1863 wurde eine sehr kräftige Pflanze zum Versuch verwendet; sie hatte schon viele Blüten und unreife Früchte gebracht, welche sämmtlich nebst den kleineren Zweigen abgeschnitten wurden. Es blieb nur der Hauptstamm und ein fast ebenso starker, nahe über der Erde entspringender Spross; der Gipfel des ersteren wurde durch den Boden des liegend angebrachten Reipienten von 60 cm Länge und 20 cm Durchmesser eingeführt und trug gleich dem am Licht verbleibenden Gipfel des Seitensprosses mehrere junge Blütenknospen, deren grösste 5—6 mm lang und deren Corolle noch völlig ungefärbt war. Die ganze Pflanze besass 24 grüne fertig entfaltete Blätter am Licht, während der Versuchsdauer stand sie an einem Südostfenster bis zum 5. Okt. Während dieses Zeitraumes von 28 Tagen zeigte ein daneben im Schatten angebrachtes Thermometer zwischen 21 und 25° C. Das Wetter war meist heiter und die Pflanze wurde vormittags häufig von der Sonne getroffen.

Während der Versuchsdauer<sup>2)</sup> entfaltete der am Licht befindliche Gipfel des Seitensprosses 6 Blüten nebst vielen Knospen und 4 Laubsprossen mit zahlreichen Blättern. — Der im Reipienten enthaltene Gipfel brachte 9 grosse, schön gefärbte und normal gestaltete Blüten; schon die 4. derselben hatte einen vollständig weissen Keleh, zum Beweis, dass die Knospe noch sehr klein gewesen war, als sie mit dem Gipfel in die Finsterniss eingeführt wurde, noch jünger waren natürlich die folgenden. Diese Blumen entliessen den Pollen, und die Filamente machten während der Blüthezeit die bekannten Bewegungen. Die beiden zuerst am 14. und 19. Sept. aufgeblühten Blumen setzten Früchte an, welche bis zum 5. Okt. ungefähr die halbe natürliche Grösse erreichten, die Karpelle waren aber nicht grün, sondern wie in allen diesen Fällen farblos, an der 9. Blüthe war zu dieser Zeit der Fruchtknoten ebenfalls schon geschwollen und offenbar befruchtet. Die einzige Abnormität

1) Dass ich diese und die folgenden Angaben auch jetzt noch, nach 28 Jahren, ausführlich wieder abdrucken lasse, geschieht, weil sie für meine Theorie von „Stoff und Form“ wichtig sind. Zusatz 1892.

2) Vergl. die 2. Figur in der folgenden Abhandlung XI. Zusatz 1892

bestand darin, dass die letzten dieser neun Blüten eine weniger brennend rothe, mehr ins Gelbe spielende Farbe besaßen. Ausser diesen brachte der etiolirte Spross noch eine 10. Blüthe mit gelborangen Blumenblättern, die schon mehr den Eindruck einer abnormen Entwicklung darbot; sehr abnorm war die 11. und 12. Blüthe; sie waren nur 5 mm lang, dabei hatten sich die Kelchzipfel geöffnet, die Blumenblätter erreichten aber kaum die Länge der letzteren, waren farblos und die dicht gedrängten Antheren erfüllten die ganze Oeffnung dieser kleinen Blüten. Der im Rezipienten entwickelte Stamm war 75 cm lang, 5—6 mm dick und trug 16 etiolirte Blätter, sowie einen Seitenspross von 52 cm Länge mit 12 Blättern. Die Spreiten dieser Blätter waren weisslichgelb, nur 8—10 mm breit, während die am Licht entwickelten grünen 30—60 mm Durchmesser hatten. Die weissen Blütenstiele erreichten im Finster 36—38 cm Länge, am Licht nur 10—13 cm. An den etiolirten Internodien fand sich eine grosse Zahl von Adventivwurzeln. (S. oben.) — Am 2. Sept. 1863 war eine kräftigere Pflanze mit 43 Blättern in einen grossen finstern Kasten in demselben Zimmer gestellt worden; auch hier wurden alle Blüten bis auf einige höchstens 6 mm lange Blütenknospen weggesehnitten. Binnen 20 Tagen entwickelten sich die letzteren nicht weiter, dagegen hatte der Gipfel 3 etiolirte Triebe von 90—65—50 cm Länge gebildet, welche 14 etiolirte kleine Blättchen trugen.

Versuch 2. Am 25. Juni 1864 wurde eine wie Fig. 7 abgebildete Pflanze, nachdem sie bereits 3 Blüten entfaltet hatte, für den Versuch hergerichtet, die kleinen Laubsprosse und zahlreichen Blütenknospen wurden aus allen Blattaehseln sorgfältig entfernt, so dass nur der 40 cm hohe Hauptstamm mit 18 Blättern übrig blieb. Während also bei dem vorigen Versuch dieselbe Pflanze Gelegenheit hatte, aussen am Licht Blüten und Blätter zu bilden, war hier die Möglichkeit dazu abgeschnitten und weitere Neubildungen konnten nur aus dem in den Rezipienten eingeführten Gipfel entstehen. Das älteste Blatt, welches mit dem Gipfel in den Rezipienten eingeführt wurde, hatte ungefähr 1 qm Fläche und die älteste Blütenknospe kaum 2 mm Länge. — Der Recipient war 42 cm hoch, 20 cm breit, der Apparat (Fig. 7) blieb an einem Westfenster meiner Wohnung stehen und konnte nur Nachmittags von der Sonne getroffen werden. Der Versuch dauerte bis zum 7. Sept., also 74 Tage; das Mittel der täglichen Temperaturminima =  $18^{\circ}$  C., das Mittel der täglichen Maxima =  $20,9^{\circ}$  C. für diese Zeit im Zimmer; es gab während derselben 36 heitere, sonnige Nachmittage; 7 Nachmittage, wo die Sonne nur kurze Zeit erschien, die übrigen Nachmittage waren trüb und an den Vormittagen erhielt die Pflanze ohnehin nur diffuses Himmelslicht.

Am 15. Juli hatte sich die erste Blüthe entfaltet, ihr Kelch war hellgelb, ihre Grösse glich der am Fenster entwickelter Blüten, die Corolle zeigte eine prächtige, feurigrothe, ins bräunliche spielende Färbung, einige



Staubfäden hatten schon den Pollen entlassen (an diesem Tage wurde die Zeichnung Fig. 9 aufgenommen). Am 22. Juli hatte sich schon die 4. Blüthe geöffnet, sie war aber nur ungefähr halb so gross als die erste, doch eben so schön gefärbt wie diese. Der Raum des Recipienten war für die weitere Entwicklung des etiolirten Sprosses zu klein geworden, die älteren etiolirten Blätter und die 4 ersten Blüthen wurden abgeschnitten und der etiolirte Stamm auf eine Länge von 35 cm aus dem Recipienten hervorgezogen, in dem letzteren blieb der Gipfel mit einigen Zweigen und zahlreichen Blüthenknospen. Am 2. Aug. befanden sich im Recipienten an 3 Sprossen 21 etiolirte Blätter, deren Spreiten ungefähr 1 qcm Fläche hatten und ausserdem zählte ich 20 Blüthenknospen von 8—5 mm Länge. Eine Blüthe hatte sich geöffnet, war aber ganz abnorm: der Kelch zu klein, die beiden oberen Blumenblätter hatten ungefähr die halbe natürliche Grösse und eine prächtig brennend rothe Färbung, welche gegen die Basis hin in Gelb mit rother Aderung überging, die drei anderen Blumenblätter waren sehr klein, verkümmert, fahl gefärbt; die Antheren hatten sich nicht geöffnet, die darin enthaltenen Pollenkörner waren klein und abnorm geformt, in einigen Antheren noch von der ungelösten Mutterzellhaut umgeben, während in einer am Licht entwickelten noch geschlossenen Knospe die Pollenkörner schon sämmtlich isolirt sind; die Spiralfaserzellen der Antherenwandung hatten sich nur an einzelnen Antherenfächern ausgebildet (vergl. Cucurbita). Am 9. August waren von den zahlreichen Knospen 4 aufgeblüht; diese Blüthen hatten ungefähr  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  der natürlichen Grösse, Kelchzipfel und Sporn waren normal geformt und hellgelb, die Kronenblätter prachtvoll feuerroth, der Nagel gelb; die einzelnen Kronenblätter derselben Blüthe waren von sehr verschiedener Grösse, einzelne ganz verkümmert, andere faltig und einige ohne kenntliche Regel unverhältnissmässig gross. Die Antheren waren klein und nicht geöffnet, verkümmert, die Filamente ohne die gewohnten Krümmungen; Narben und Fruchtknoten farblos ohne bemerkliche Abnormität. — Am 10. Aug. waren 3 weitere Blüthen geöffnet; die eine ungefähr  $\frac{1}{4}$  so gross als die am Licht, die oberen Blumenblätter faltig, alle schön roth, Antheren nicht geöffnet; bei einer zweiten Blüthe sind 4 Blumenblätter so kurz wie die Kelchzipfel, das 5. untere viel grösser und schön roth; bei der 3. sind die 5 Blumenblätter so kurz wie die Kelchzipfel, der Kelch selbst nur ungefähr  $\frac{1}{2}$  so gross wie am Licht, die kleinen Blumenblätter fahlgelb, Antheren klein, geschlossen. — Am 12. Aug. hatten sich 2 weitere sehr verkümmerte Blüthen geöffnet. Der Kelch beider farblos, die Corollenblätter der einen roth, 4 derselben kaum länger als der Kelch, eines doppelt so lang; bei der anderen waren die gelblichen Petala sämmtlich nur ebenso lang wie die Kelchzipfel; die Antheren geschlossen. — Am 17. Aug.: Eine Blüthe mit weissem Kelch, von halber natürlicher Grösse; das untere Blumenblatt dem entsprechend ebenfalls von halber

natürlicher Grösse, die beiden seitlichen nur  $\frac{1}{4}$  derselben, die beiden oberen nur etwas länger als der Kelch, aber sämmtlich schön brennend roth; Antheren geschlossen. Die folgende Blüthe ebenso. Bei der nächsten ist nur das untere Blumenblatt entfaltet, dieses brennend roth satt gefärbt, ungefähr von halber natürlicher Grösse, die 4 anderen sind im Kelch verborgen. Eine folgende Blüthe ebenso, nur das untere Blumenblatt kleiner. Die letzte Blüthe ist sehr klein, aber offen, der Kelch hatte etwa  $\frac{1}{4}$  der normalen Grösse und war weiss, die Corollenblätter ganz ungefärbt und kürzer als die Kelchzipfel, die geschlossenen gelben Antheren ragten als ein dichtes Bündel aus dem Kelch hervor. — Schon an diesem Tage waren die 2 ältesten grünen Blätter verdorben. Bis zum 7. Sept. bildeten sich keine weiteren Blüten; der etiolirte Stamm und seine meisten Blätter waren noch frisch, die älteren derselben begannen zu welken, der etiolirte Hauptspross hatte 115 cm, die 4 Seitensprossen 90—110 cm Länge erreicht und die Zahl ihrer Blätter betrug 103. Die sämmtlichen 18 Blätter am Licht waren gelb geworden und ausgesogen. Sämmtliche Internodien im Recipienten hatten sich mit zahlreichen Adventivwurzeln (vergl. Fig. 9 w) bedeckt. Das Markparenchym des etiolirten Stammes enthielt ziemlich viel Stärke.

Die sehr abnorme Ausbildung der späteren Blüten bei Versuch 1 und 2 brachte mich zuerst auf den Gedanken, dass möglicherweise die weite Entfernung derselben von den grünen Blättern von Einfluss auf die Blütenbildung sein könne, denn die in den Blättern gebildeten Stoffe mussten hier einen Weg von mehr als 40 cm bis zu den Blütenknospen in den Recipienten zurücklegen, während die Blüten von *Tropaeolum* im normalen Verlauf von Nährblättern umgeben sind. Leider war die Zeit schon zu sehr vorgeschritten, als ich mir dieses Verhalten hinreichend klar gemacht hatte, um die Annahme durch eine hinreichende Anzahl von Versuchen zu prüfen. Im August schnitt ich an drei kräftigen Pflanzen, welche am Fenster standen, die oberen Blätter sämmtlich weg, so dass nur 15—18—20 Blätter an der Basis des Stammes übrig blieben, die in den Achseln der oberen weggeschnittenen Blätter stehenden Blütenknospen wurden gelassen und in den folgenden Tagen immer die neu hervorkommenden Laubblätter des Gipfels weggenommen; es bildeten sich während dreier Wochen an den entlaubten Stammtheilen 4—6 immer kleiner werdende Blüten und die späteren zeigten eine ähnliche Abnormität wie jene in den Recipienten, an einigen blieben die Blumenblätter kürzer als die bereits geöffneten Kelchzipfel, sie waren farblos und die Antheren treten aus der Blüthe in ähnlicher Weise wie bei jenen hervor. Durch eine Reise wurde die Fortsetzung des Versuchs, dessen Wiederholung gewiss von Interesse sein wird, unterbrochen.

Gleichzeitig mit dem Versuch 2 wurde ein Blumentopf mit Pflanzen in den finstern Raum des Wandschranks gestellt, nachdem hier wie dort

alle Blütenknospen und Laubzweige aus den Blattachseln entfernt waren; die eine dieser Pflanzen hatte einen 42 cm langen Stamm mit 22 grünen Blättern, die andere einen 32 cm langen Stamm mit 16 Blättern. Am 26. Juli begannen beide Pflanzen zu verderben, die beiden Gipfelknospen hatten etiolirte Stämme von 170 und 155 cm Länge gebildet. Am 14. Juli waren an der einen Pflanze 3 Blütenknospen, welche am Gipfel gelassen worden waren, 4—5 mm lang, die Kelezipfel hatten sich geöffnet, die sehr kleine Corolle war ungetarbt, die Antheren ragten heraus; die andere Pflanze hatte nur eine 4 mm lange Knospe, die sich nicht weiter entwickelte. — Am 26. Juli hatten sich bei diesen Pflanzen aus den Achseln der etiolirten Blätter einige Blütenknospen von kaum 1 mm Länge gebildet, zeigten aber bei dem beginnenden Verderben der ganzen Pflanze keine Neigung zu einer weiteren Entwicklung. Alle am Anfang des Versuchs vorhandenen grünen Blätter waren gelb geworden, ausgesogen, zum Theil vertrocknet; die älteren etiolirten Blätter fingen an zu vertrocknen. Die Temperatur in diesem finstern Raum vom 25. Juni bis 26. Juli ergab ein mittleres tägliches Minimum =  $17,5^{\circ}$  C., ein mittleres tägliches Maximum =  $20,7^{\circ}$  C., also beinahe dieselben Werthe wie für die am Fenster stehende Pflanze.

#### Cheiranthus Cheiri<sup>1)</sup>.

Versuch 3. Am 12. März 1864 wurde eine mit 18 Sprossen von 20—25 cm Höhe versehene Pflanze von sehr kräftigem Wuchs zum Versuch vorbereitet; es wurden sämmtliche Zweige bis auf 8 inkl. des Mitteltriebes weggesehnitten und der Gipfel des letzteren durch den Boden eines Reipienten eingeführt, dieser sowohl als die am Licht verbleibenden Sprossen trugen jeder eine Inflorescenz, deren älteste Blütenknospen ungefähr 4 mm lang, deren junge Blumenblätter noch vollkommen farblos waren. Der Apparat stand am Westfenster bis zum 14. April; während dieser Zeit betrug das Mittel der täglichen Minima  $14,7^{\circ}$  C., das Mittel der Maxima  $17,3^{\circ}$  C. Am 14. April, dem Ende des Versuchs, wurde folgendes über den Zustand der Pflanze notirt: die Zweige am Licht hatten sich um 15—20 cm verlängert und dabei 25—33 Blätter am Zuwachs entfaltet; jeder derselben hatte eine kräftige Inflorescenz mit 12—15 gelb und braun panachirten Blüten nebst ungeöffneten Knospen entwickelt. Der Gipfel innerhalb des Reipienten hatte sich um 25 cm verlängert und hier 19 Blätter entfaltet, deren Basis und Mittelstück weiss, deren Spitzen aber grünlich waren, da sie, wie aus dem Obengesagten ersichtlich ist, schon vorher am Lichte angelegt waren; die zugehörigen Internodien waren weiss; die Spindel der Inflorescenz hatte 8 cm

<sup>1)</sup> Nach Hildebrand (Jahrb. für wissensch. Bot. III. p. 69) finden sich bei den braunen Blüten von *Cheiranthus Cheiri* in den Zellen der Oberhaut orange Körner in einem violetten Saft schwimmend.



Länge und trug 13 völlig entfaltete Blüten nebst 7 Knospen. Die weissen Stiele jener Blüten waren etwas länger als im Licht, die Kelchblätter derselben völlig weiss, die Spreite der Blumenblätter 16—20 mm lang, an einigen schwächeren Blüten nur 10—12 mm lang, die Blumen überhaupt nur wenig kleiner als im Licht, in der Färbung trat das Gelbe neben dem Braun stärker hervor als im Licht. Die Staubfäden waren vollkommen entwickelt, die Antheren hatten gestäubt. Die Pistille der untersten Blüten waren nur wenig gewachsen, bis 10 mm lang, die der mittleren 6 Blüten hatten dagegen 20—25 mm Länge erreicht, waren offenbar befruchtet, enthielten Samenknospen von ungefähr 0,5 mm Länge und glichen an Gestalt durchaus den am Licht entwickelten, sie waren aber nicht grün sondern völlig weiss. — Diese im Finstern entwickelten Blüten zeigten eine gewisse Ungleichmässigkeit ihrer Ausbildung, sowohl in der Färbung als Grösse; so war merkwürdigerweise die 12. Blüthe, die also als sehr junge Knospe ins Finstere kam, ebenso gross wie die am Licht entwickelten und ebenso dunkel und satt gefärbt, während die vorhergehenden kleiner und weniger satt gefärbt waren.

Die Laubblätter aller Sprosse waren sämmtlich noch grün, also nicht ausgesogen; der Erfolg wäre wahrscheinlich noch bedeutender gewesen, wenn Temperatur und Beleuchtung sich günstiger gestaltet hätten, es waren überhaupt nur 15 sonnige Tage, an denen die Pflanze Nachmittags kräftig beleuchtet wurde, die übrigen Tage waren trüb.

Eine andere mit 15 Sprossen von 20—25 cm Höhe versehene Pflanze wurde am 12. März in den finstern Raum gestellt, nachdem 7 Triebe abgeschnitten worden waren, so dass die Pflanze mit den 8 übrig bleibenden ein gleich kräftiges Ansehen darbot wie die erste. Sie blieb ebenfalls bis zum 14. April in dem finstern Raum, wo das Mittel der täglichen Minima  $13^{\circ}$  C., das Mittel der täglichen Maxima  $17,8^{\circ}$  C. betrug. Am 14. April hatten sich die Sprossen um 25—30 cm verlängert, die im Finstern gebildeten Internodien waren völlig weiss, die daran sitzenden schon früher angelegten Blätter an den Spitzen grünlich, an den verschiedenen Sprossen 25—37 derselben; sie waren kaputzenartig auf der Unterseite ausgehöhlt. Die Blütenknospen, welche am Anfang des Versuches ebenso weit entwickelt waren wie bei der vorigen Pflanze, hatten sich kaum verändert, selbst die Spindel der Inflorescenz hatte sich nicht verlängert und die Knospen sassen noch dicht beisammen. Es hatte also im Finstern bloss eine weitere Entwicklung der vegetativen Theile stattgefunden und doch waren hier die sämmtlichen anfänglich vorhandenen grünen Blätter vergilbt und entleert.

#### *Phascolus multiflorus.*

Versuch 4. Am 22. Mai 1864 wurde der Gipfel einer Pflanze, welche neun fertige am Licht verbleibende Laubblätter besass und deren Stamm sich um eine Stütze gewunden hatte, in einen Recipienten von 45 cm

Höhe und 18 cm Durchmesser eingeführt; die Vorrichtung stand gleich der vorigen am Westfenster meiner Wohnung. In der Achsel des neunten Blattes ausserhalb des Recipienten befand sich eine junge Inflorescenz, deren älteste Blütenknospe 4 mm lang war. Der in den Recipienten eingeführte Gipfel besass in den Achseln seiner kleinen jungen Blätter einige sehr junge Inflorescenzen, deren älteste Blütenknospe ungefähr 3 mm mass. Am 14. Juni hatten sich aus der Inflorescenz des neunten Blattes am Licht 5 Blüten



Fig. 8.

Ein ähnlicher Apparat wie Fig. 7. Der Recipient *R* und sein Deckel *Rd* aus Pappdeckel bestehend, ruht auf dem Stabe *S*, der in den Topf der Gartenbohne *T* eingestossen ist. — *g* der Gipfel der Pflanze, soeben erst eingeführt. (Aus der Experim.-Physiol. 1865.)  
Zusatz 1892.

mit rother Corolle entfaltet, aus einer der älteren Blattachsen hatten sich Laubsprossen gebildet; der im Recipienten befindliche Gipfel hatte sich sehr stark verlängert, sich in gewohnter Weise um die durch denselben hindurchgehende Stütze gewunden und etiolirte Blätter gebildet; die oben genannten Blütenknospen waren aber ohne weitere Entwicklung abgefallen; dafür waren in den Achseln der späteren etiolirten Blätter neue Inflorescenzen mit 5—6 mm langen Blütenknospen entstanden, deren Kelche weiss waren.

— Am 19. Juni hatte sich der etiolirte Stamm im Recipienten bis 105 cm verlängert, jedoch war vom 6. etiolirten Blatte an der Spross verdorben, wahrscheinlich durch zu starke Erhitzung bei Sonnenschein, und alle Blütenknospen waren vertrocknet, auch die in den Achseln der noch frischen etiolirten Blätter. Ausser der wahrscheinlich eingetretenen zu starken Erwärmung des Recipienten konnte an der geringen Blütenbildung auch der Umstand Schuld sein, dass die in der Achsel des 9. Blattes ausserhalb des Recipienten befindliche Inflorescenz alle blütenbildenden Stoffe an sich zog, indem sie 13 vollständige Blüten und 4 grosse Knospen entwickelte. —

An diesem Tage (d. 19. Juni) wurde die Pflanze von Neuem zu einem Versuche vorbereitet, der Stamm wurde über der neunten Blattachsel abgeschnitten, die Inflorescenz derselben entfernt und ein Laubspross, der aus derselben Achsel hervorkam, 60 cm lang war und 7 Blätter besass, stehen gelassen und als Fortsetzung des Stammes selbst behandelt. Sämmtliche in den Blattachsen stehenden Knospen wurden entfernt. So verblieben der Pflanze 16 grüne Blätter

am Licht, während der 4 cm lange Gipfel in den Recipienten eingeführt wurde. Das älteste daran befindliche Blatt war 1 cm lang, die in seiner Achsel sitzende Inflorescenz nur 4 mm lang. Bei diesem zweiten Versuch

war also die Belaubung am Licht vermehrt und zugleich die Neubildungen ausserhalb des Recipienten unmöglich gemacht. — Bis zum 20. Juli hatten sich im Recipienten 3 Inflorescenzen mit 12—14—12 Blüten entwickelt, die Blütenstiele und Kelche waren weiss, die Blumenkronen dunkel fleischroth, aber heller als am Licht, die Grösse und Form normal; nach dem Blühen fielen sie aber sämmtlich ab. Ausserhalb des Recipienten waren nur die beiden untersten Laubblätter vergilbt. Der etiolirte Stamm im Recipienten war 90 cm lang und fest um die durchgehende Stütze gewunden, er trug einen 30 cm langen Seitenspross; die weissen Stiele der Inflorescenzen waren 35—14—14 cm lang, der etiolirte Stamm hatte 8 Blätter, deren einzelne gelbe Blättchen 6—8 qcm Fläche hatten, während die Spreite eines Blättchens der obersten am Licht befindlichen Blätter 20—25 qcm mass. Für die Zeit des zweiten Versuchs mit dieser Pflanze (19. Juni bis 26. Juli) berechnete sich das Mittel der täglichen Minima der Lufttemperatur im Zimmer auf  $18,5^{\circ}$  C. Während dieser Zeit wurde die Pflanze an 16 Nachmittagen von der Sonne getroffen, an 5 Nachmittagen nur auf kurze Zeit beschienen, während der übrigen Zeit erhielt sie nur diffuses Himmelslicht.

Gleichzeitig mit der vorigen Pflanze wurde am 22. Mai eine mit fünf grossen Blättern versehene, doch kürzere Pflanze mit einem Recipienten vollständig überdeckt, aber so, dass eine junge Inflorescenz, welche aus der Achsel des obersten Blattes hervorkam, durch ein Loch des nach oben gekehrten Bodens des Recipienten an das Licht heraustrat; der Apparat blieb neben dem vorigen am Fenster stehen. Hier waren also die Blätter verdunkelt, die Blütenknospen selbst beleuchtet. Die Inflorescenz war auf 2 cm und ihre älteste Blütenknospe schon 5 mm lang, also weiter entwickelt als die bei der vorigen Pflanze ins Finstere eingeführten Blütenknospen. Trotzdem verdarb die Inflorescenz bis zum 3. Juni vollständig und fiel ab; aus derselben Blattachsel hatte sich aber ein Laubspross an das Licht hervorgedrängt und begann kräftig zu wachsen. Die im Recipienten befindlichen verdunkelten Blätter waren vergilbt und ausgesogen. Dieser Versuch zeigt deutlich, dass der unmittelbare Einfluss des Lichts auf die Blütenknospen selbst zur Entwicklung derselben nicht genügt, während die vorige Pflanze den Beweis liefert, dass der Einfluss des Lichts auf die Belaubung dem Wachsthum der Blütenknospen im Finstern zu Gute kommt. Wäre diese zweite Pflanze grösser gewesen und hätte sie schon vorher länger am Lichte assimilirte Stoffe gesammelt, so würden wahrscheinlich die Blütenknospen sich weiter entwickelt haben.

Ferner wurde am 22. Mai eine mit 6 Blättern versehene Pflanze ganz in den finstern Raum (Wandschrank) gestellt; sie hatte 2 Inflorescenzen von 15 und 20 mm Länge, deren grösste Knospen 3 mm lang waren. Schon am 3. Juni war die Pflanze völlig verdorben; die Blätter schlaff und fahl, die Blüten nicht weiter entwickelt. Man konnte dieses Ergebniss dem



geringen Gehalt der Pflanze an assimilierten Reservestoffen zuschreiben; daher wurde am 4. Juni eine mit den vorigen Pflanzen zu gleicher Zeit am Fenster erzogene und bis jetzt am Licht gestandene Pflanze mit 11 grossen fertigen Blättern, 2 halbwüchsigen und 3 jungen Blättern in den finsternen Raum gestellt; die Pflanze besass 4 Inflorescenzen, deren älteste Knospe schon 1 cm lang und mit rother Corolle versehen war. Nach 8 Tagen waren im Finstern die 11 ersten Blätter gelb geworden und ausgesogen, es hatte keine Neubildung vegetativer Theile stattgefunden, die ältesten Blütenknospen waren abgefallen, die jüngeren nicht gewachsen. Dieses Verhalten, zumal der Mangel an vegetativen Neubildungen, lässt darauf schliessen, dass die Pflanze noch zu wenig Reservestoffe vorher am Lichte gebildet hatte und da die zuerst genannte, als ihr Gipfel in den Rezipienten eingeführt wurde, eher schwächer war als diese, so ist anzunehmen, dass auch sie damals nur wenig Reservestoffe enthielt und dass folglich die sehr massenhaften Neubildungen im Rezipienten auf Kosten derjenigen Stoffe entstanden, welche die grünen Blätter am Licht später bildeten. Auffallend bleibt es indessen, dass die im Wandschrank stehende Pflanze gar keine Neubildungen produzierte, da doch der ganze Inhalt der Blattzellen als Bildungssubstanz betrachtet werden darf; es ist also nicht unwahrscheinlich, dass hier noch ganz unbekannte Einflüsse des Lichtes auf die Ernährung sich geltend machen. Die Temperatur war für die im Wandschrank eingeschlossene Pflanze eher etwas günstiger als für die erste, das Mittel der täglichen Minima betrug vom 5. bis 12. Juni =  $17,7^{\circ}$  C., das Maximum  $21,1^{\circ}$  C.

#### *Antirrhinum majus.*

Versuch 5. Am 29. Mai wurde eine kleine im freien Lande erwachsene, vor mehreren Wochen in den Topf eingesetzte Pflanze zum Versuch genommen, der Stock hatte 4 Triebe mit je 18—25 Blättern, in jeder Blattachsel stand ein kleiner Spross mit 2—4 Blättchen, die grösseren Triebe hatten 20—25 cm Höhe, die Inflorescenz am Gipfel des Hauptsprosses war 1 cm und die älteste Knospe 4 mm lang; die Untersuchung gleich alter Knospen zeigte, dass die Corolle in diesem Zustande hellgrünlich gefärbt und ungefähr 2 mm lang ist. Um den Blütenstand durch den Boden des Rezipienten einzuführen, mussten die nächst unteren Laubblätter weggesehritten werden. Der Rezipient war 40 cm hoch und 11 cm breit.

Am 15. Juni hatte sich der Stamm innerhalb des Rezipienten um 21 cm verlängert, er war weiss und es hatten sich 3 Blüten vollkommen entwickelt, ausserdem war nur noch eine Blütenknospe vorhanden. Die Kelchzipfel waren 5—8 mm lang, ihre Spitzen hellgrün, übrigens weiss (am Licht grün), die Länge der Corollen erreichte 33 mm, sie waren weiss und rosa geädert; an der Unterlippe eine schön schwefelgelbe Stelle, alle Formverhältnisse waren durchaus normal, die gelben Antheren hatten ihren Pollen

zum Theil entlassen, Fruchtknoten und Griffel waren weiss. — Von den am Licht gebliebenen Sprossen besass nur einer eine Blütenknospe, welche später eine dunkelrosenrothe Corolle entfaltete. Die vierte Knospe im Recipienten blühte nicht auf. Die Fruchtknoten zweier Blüten waren weiter gewachsen, wahrscheinlich befruchtet. Die am Licht befindlichen Blätter waren am 22. Juni noch sämmtlich grün. Das Mittel der täglichen Minima der Lufttemperatur vom 29. Mai bis 22. Juni war  $17,8^{\circ}\text{C.}$ , das der Maxima  $20,4^{\circ}\text{C.}$  — Gleichzeitig mit der vorigen wurde eine ebenso starke Pflanze mit einem Recipienten von 33 cm Höhe und 19 cm Breite vollständig bedeckt, durch ein Loch des nach oben gekehrten Bodens ragte die Inflorescenz an das Licht hervor; diese Vorrichtung stand neben der vorigen am Westfenster. Bis zum 18. Juni verdarben die grünen im Recipienten befindlichen Theile; die an das Licht herausragenden Blütenknospen waren nur sehr wenig gewachsen, die grösste derselben war 5 mm lang und noch nicht geöffnet. Es hatte also auch hier der unmittelbare Einfluss des Lichts für die weitere Entwicklung der Blütenknospen nicht genügt, wogegen der durch die grünen Blätter vermittelte Lichteinfluss auch hier die Blüten im Finstern zur Entfaltung brachte. Während bei der zweiten Pflanze die Belaubung im Recipienten verdarb, entwickelten sich aus dem unteren Stammtheil einige kleine etiolirte Sprossen.

### *Ipomaea purpurea.*

Versuch 6. Am 22. Juni wurde eine im Topf am Westfenster erzogene, mit 9 fertig entwickelten und 3 jungen Blättern versehene Pflanze, deren Stamm 90 cm lang und um einen Stab gewunden war, zu dem durch Fig. 7 repräsentirten Versuch vorbereitet. Sämmtliche Blütenknospen sowie alle übrigen Knospen wurden aus den Blattachsen sorgfältig entfernt, um jede Neubildung ausserhalb des Recipienten zu vermeiden. Der in den Recipienten mittelst des Korkes *K* eingeführte Gipfel war 3 cm, das älteste Blatt desselbes 1 cm lang, die älteste Blütenknospe 6 mm.

Am 11. Juli hatte sich die letztere im Recipienten zu einer schönen, grossen Blüthe vollkommen entfaltet, ihr Kelch war weiss, mit grünlich-grauem Anflug, die Corolle zeigte dieselbe prächtige violette Färbung, wie die im vollen Licht entwickelten. Durch zu grosse Erwärmung des Recipienten hatten einige weitere Blütenknospen offenbar gelitten.

Am 15. Juli war aus derselben Inflorescenz mit der vorigen eine zweite Blüthe geöffnet, sie hatte dieselbe Grösse und schön violettblaue Färbung mit karminrother Aderung, die weissen Antheren waren aufgesprungen und hatten den Pollen reichlich entlassen. Es ist zu bemerken, dass diese Blüthe Nachmittag um 1 Uhr in voller Frische geöffnet vorgefunden wurde.

Am 16. Juli war eine dritte Blüte in der Achsel des 3. etiolirten Blattes Nachmittag 1 Uhr frisch geöffnet, die Blumenkrone prächtig gefärbt und eben so gross wie die früheren.

Am 17. Juli 8 Uhr Morgens fand ich 2 neue Blüten geöffnet und an diesem Tage wurde die Abbildung Fig. 7 entworfen.

Am 18. Juli waren abermals 2 Blüten geöffnet und am Abend desselben Tages begann die achte Blume mit gleich schöner Färbung wie die früheren aufzublühen. Keine dieser Blüten zeigte irgend etwas abnormes in Form, Farbe und Grösse, nur die Kelche waren zum Beweis der tiefen Dunkelheit völlig weiss, d. h. ohne eine Spur von Chlorophyllfarbstoff.

An diesem Tage wurde der Versuch beendet, weil der Raum im Recipienten zu eng wurde, die Länge des Stammes, der sich mit seinem unteren Theile fest um die Stütze gewunden hatte, betrug innerhalb des Recipienten 77 cm. Fruchtsatz hatte nicht stattgefunden, das grösste gelbe etiolirte Blatt hatte 11 qcm Fläche, die mittleren grünen Blätter ausserhalb massen 26—40 qcm. Der ausserhalb des Recipienten befindliche Stamm entliess beim Durchschneiden ziemlich viel weisse Milch, die etiolirten Stammtheile liessen nur sehr wenig von einem wässrigen, nicht weissem Saft ausquellen, wenn sie durchschnitten wurden. — Vom 22. Juni bis 18 Juli berechnet sich das Mittel der täglichen Maxima der Lufttemperatur auf  $17,8^{\circ}\text{C}$ , das der Maxima auf  $20,2^{\circ}\text{C}$ . Die am Westfenster stehende Pflanze wurde an 12 heiteren Nachmittagen von der Sonne beschienen, an 3 Nachmittagen kam die Sonne nur gelegentlich zum Vorschein.

Gleichzeitig mit jener am 22. Juni wurden zwei andere Pflanzen von gleichem Alter, jede mit 12 gesunden Blättern und ca. 50 cm hohem Stamm ganz in den finstern Raum gestellt, nachdem auch hier aus allen Blattachsen die Knospen entfernt worden waren, nur am Gipfel blieben einige junge Blütenknospen stehen, deren älteste ungefähr 6 mm lang war.

Am 10. Juli waren die Blätter noch grün, die Spreiten derselben nach abwärts seitlich eingerollt, an einigen auch von der Spitze her quer eingerollt. Bis zum 12. Juli wurden sie gelb und die untersten verdarben völlig, die Gipfelknospen hatten 25 bis 30 cm lange Triebe gebildet und sich gegenseitig umwickelt, jeder besass 3 etiolirte Blätter, in deren Achseln kleine verkümmerte Blütenknospen von 6—7 mm Länge sich vorfanden.

Am 15. Juli waren alle früher grünen Blätter braun und verschrumpft, die im Finstern gebildeten aber noch saftig, die Blütenknospen verdorben. Das Mittel der täglichen Temperaturminima vom 22. Juni bis 15. Juli betrug im Schrank  $16,5^{\circ}\text{C}$ , und das Mittel der Maxima  $19,1^{\circ}\text{C}$ .

*Petunia* (eine der gewöhnlichen Gartenformen).

Versuch 7. Am 12. Juni wurde eine Pflanze mit 45 cm langem, 6—7 mm dickem Hauptstamm, welcher 17 fertige Blätter trug und 14 be-



laubte Zweige mit je 6—13 kleineren Blättern besass in der bekannten Art vorgerichtet. Der Gipfel des Hauptsprosses trug 3 geöffnete Blüten und oberhalb derselben zeigte er eine Blütenknospe von 17 mm und eine von 5 mm Länge. Zwischen den jüngsten Blättern der Knospe konnten noch 4—5 jüngere Blütenknospen enthalten sein, wie die vergleichende Untersuchung einiger anderen Gipfeltriebe erkennen liess. Dieser oberste Gipfeltheil mit Ausschluss der genannten Blüten wurde durch den Boden des Recipienten eingeführt, die Pflanze blieb an einem Westfenster stehen und vegetirte hier bis zum 7. September. Während dieser Zeit war das Mittel der täglichen Temperaturminima  $18,2^{\circ}\text{C}$ ., das der täglichen Maxima  $21^{\circ}\text{C}$ . Es gab 39 heitere, sonnige Nachmittage, an 10 Nachmittagen kam die Sonne nur gelegentlich zum Vorschein.

Am 15. Juni öffnete sich die erste Blume im Recipienten, sie war von normaler Grösse und Färbung, aber auch der noch am Lichte entwickelte Kelch war noch grün, die Grundfärbung der Corolle war wie bei den am Licht entwickelten hellviolett mit dunkel violetten Adern.

Am 22. Juni war eine 2. und 3. Blüte entfaltet.

Am 29. Juni entfaltete sich eine 4. Blüte, deren Mutterblatt völlig gelb war, alle folgenden Blätter, sowie die Kelche der daraus entspringenden Blüten sind nun rein hellgelb, eine 5. Blüte zeigt eine schöne Färbung, ist aber kleiner als die vorigen.

5. Juli: 6. Blüte geöffnet, dunkel gefärbt, halb so gross als am Licht, die Antheren geöffnet, der entlassene Pollen besteht zu ungefähr  $\frac{3}{4}$  aus ganz schlechten Körnern, nur sehr wenige sind normal in Form und Grösse. Bis zu diesem Tage hatten die am Licht befindlichen Triebe derselben Pflanze zusammen 46 Blüten gebildet.

Am 12. Juli war eine 7. Blütenknospe im Recipienten verdorben, die 8. Blüte offen, schön gefärbt und von normaler Grösse.

Am 16. Juli war abermals die 9. Blüte verdorben, die 10. dagegen schön entwickelt.

Am 20. Juli eine 11. und 12. Blüte normal entfaltet, der von den Antheren derselben entlassene Pollen glich vollkommen dem einer im Licht entfalteten Blüte, die Narbe war wohlgestaltet und ebenso mit Narbenfeuchtigkeit bedeckt wie am Licht, Fruchtknoten und Narbe farblos (am Licht grün). Die am Licht befindlichen Sprossen hatten 22 neue Blüten entwickelt, aber so wie im Recipienten zeigte sich auch hier kein Fruchtansatz; Selbstbefruchtung scheint hier nicht stattzufinden. Der Raum im Recipienten wurde jetzt zu klein für den etiolirten Spross und dieser daher mit seinem unteren Ende zum Theil herausgezogen, was später noch öfter geschah.

Am 24. Juli war eine 13. Blüte normal entfaltet.

Am 26. Juli wurde die 14. und 15. im Recipienten entwickelte Blüte mit dem Pollen einiger am Licht entwickelten Blüten bestäubt. Von diesen

beiden lieferte die eine am 7. Sept. eine 5 mm lange aufgesprungene reife Frucht mit 11 wohlgebildeten Samen. — Bis zum 27. Aug. öffnete sich noch die 16. bis 21. Blüthe, sämmtlich schön gefärbt und von normaler Form, doch der Ordnung nach immer kleiner werdend, die Antheren entliessen alle ihren Pollen, die Narbenflächen bedeckten sich mit Feuchtigkeit.

Der Umstand, dass bis zum 16. Juli einzelne Blüten im Recipienten verdarben, konnte möglicherweise daher rühren, dass vom 25. Juni bis 9. Juli meist trübes Wetter herrschte, die Blatthätigkeit zu Gunsten der Blüten also geschwächt war, von da bis Mitte August wurde die Pflanze mit wenigen Ausnahmen kräftig beleuchtet und in diese Zeit fällt auch die Bildung der schönsten Blüten im Recipienten. — Bis zum 7. September entwickelten sich noch 3 grosse Blütenknospen. Der ganze bis zu diesem Tag im Recipienten entwickelte, mit seinem unteren Theil nach und nach herausgezogene Stamm hatte eine Länge von 123 cm erreicht; die etiolirten Blätter waren nach und nach immer kleiner geworden, an den aus dem Recipienten hervorgezogenen Stammtheilen wurden sie nachträglich grün, und trugen wahrscheinlich das Ihrige zur Ernährung des im Recipienten befindlichen Gipfels bei. Die am Licht verbliebenen Sprosse waren sehr kräftig weitergewachsen und noch am genannten Tage fanden sich ungefähr 100 offene Blüten daran vor.

Am 22. Juni wurde eine etwas schwächere Pflanze, deren 3 älteste Zweige schon 4 Blüten entwickelt hatten, in den finstern Raum gestellt. Bis zum 5. Juli entfalteten sich nur 3 Blüten, die aber schon am Licht vorher sattgrüne Kelche gebildet hatten. Fast alle Blätter dieses Stockes waren vergilbt, die Gipfelknospen hatten 15—20 cm hohe Stengel mit 1—2 gelben Blüten getrieben.

Am 20. Juli war diese Pflanze völlig verdorben, ohne aus den jüngeren Knospen eine neue Blüthe zu entfalten. Die Temperatur im Wandschrank ergab für die genannte Zeit als Mittel der täglichen Minima 16,9° C., der täglichen Maxima 19,9° C.

Bei dieser *Petunia* war sehr deutlich wahrzunehmen, dass das Licht den hellvioletten Grundton der Corolle in kurzer Zeit zerstört; im Allgemeinen waren die im Finstern entwickelten Blüten auffallend dunkler gefärbt und sie behielten diese Färbung bis zum Verwelken mehrere Tage lang, während die beleuchteten Blüten lange vor ihrem Abwelken den hellvioletten Grundton verloren und nur die dunkler violette Aderung behielten.

#### *Veronica speciosa.*

Versuch 8. Am 29. Mai wurde der Gipfel des Hauptstammes in den Recipienten eingeführt, es kamen zwei junge Blätter mit den in ihren Achseln sitzenden Inflorescenzen in den finstern Raum. Der Recipient hatte 32 cm Höhe und 18 cm Breite. Der Hauptstamm der Pflanze war 63 cm

hoch und besass 24 fertige Blätter, ausserdem 5 Zweige mit 69 Blättern. Die in den Recipienten eingeführten Inflorescenzen waren 3,5 cm lang, die ältesten Blütenknospen derselben ungefähr 1,5 mm, ihre Blumenkrone noch vollständig farblos.

Am 23. Juni waren die beiden Inflorescenzen im Recipienten in voller Blüthe; die Corollenzipfel schön satt violett, die Antheren hatten ihren Pollen entlassen. Aus der Gipfelknospe hatte sich ein zweites Blattpaar im Recipienten mit grünlich-gelber Färbung gebildet, in deren Achseln zwei junge Inflorescenzen sasscn.

Am 1. Juli hatte ein am Licht befindlicher Ast seine Blütenähre vollständig entwickelt, ein anderer begann zwei solche zu bilden. Ausserhalb des Recipienten war kein Blatt gelb geworden oder sonst wie verdorben.

Am 20. Juli waren die beiden neuen Inflorescenzen im Recipienten abgeblüht, die Blüten waren ebenso schön getarbt wie bei den vorigen und die Corollen und Filamente verloren vor dem Abfallen gleich denen am Licht ihre Färbung vollständig; die Entfärbung dieser Blüten darf also nicht wie bei *Petunia* der zerstörenden Wirkung des Lichtes zugeschrieben werden.

Bis zum 7. September entstanden an den Inflorescenzen im Recipienten zahlreiche Früchte, welche ungefähr halb so gross waren wie die am Licht entwickelten der Seitensprosse, übrigens den Eindruck machten, als ob sie verdorben seien. Die Gipfelknospe hatte noch 3 Paar gelbliche Blätter erzeugt. Die ausser dem Recipienten befindlichen Theile waren kräftig fortgewachsen und am Hauptspross, unmittelbar unter dem Recipienten waren sechs neue Laubsprossen hervorgetrieben. Das etiolirte Internodium zwischen den beiden ersten Blattpaaren innerhalb des Recipienten hatte 6 Adventivwurzeln gebildet, die jedoch nur die Rinde durchbrachen und dann zu wachsen aufhörten. Die verschiedenen Gewebe des etiolirten Stammstückes zeigten keine bemerkenswerthe Abweichung, die Parenchymschicht, welche den Gefässbündelkreis umgiebt, enthält noch ziemlich viel Stärke. Vom 29. Mai bis 7. Sept. beträgt das Mittel der täglichen Minima  $18^{\circ}$  C., das der Maxima  $20,8^{\circ}$  C. Während dieser Zeit erhielt die am Westfenster stehende Pflanze an 27 Nachmittagen reichlichen Sonnenschein, an 14 Nachmittagen schien die Sonne nur kürzere Zeit.

Eine zweite Pflanze wurde am 29. Mai in den finsternen Raum gestellt; ihr Hauptstamm hatte 23 gesunde fertige Blätter und 55 cm Höhe; 5 Seitensprosse desselben besassen 64 Blätter. Am Gipfel des Hauptstammes befanden sich 2 Inflorescenzen von 5,5 cm Länge, deren Blütenknospen 1—2 mm lang waren; an einem der grösseren Aeste fanden sich 2 Blütenähren von 4 cm Länge.

Am 21. Juni waren die 2 Inflorescenzen des Hauptstammes aufgeblüht, die Blüten waren in Form, Färbung und Grösse denen der vorigen Pflanze



gleich; im Ganzen waren an dieser Pflanze 8 Blätter gelb geworden und abgefallen, andere fingen an zu vergilben.

Am 23. Juni waren die Blumenkronen und Filamente weiss geworden, die Antheren hatten gestäubt; die beiden Inflorescenzen des anderen Astes waren ebenfalls aufgeblüht.

Am 25. Juni waren die Blumenkronen und Filamente auch dieser Blüten völlig weiss geworden.

Am 1. Juli waren 2 junge Inflorescenzen an einem Zweige zu bemerken. Bis zu diesem Tage 9 Blätter abgefallen. Es bildeten sich später noch einige neue kleine Inflorescenzen, die jedoch zu keiner weiteren Entwicklung gelangten, die Gipfelknospen aller Sprosse verdarben bis zum 31. Juli; eine weitere Entwicklung war nicht zu erwarten. Im Wandschrank betrug vom 29. Mai bis 31. Juli das Mittel der täglichen Temperaturminima  $17,5^{\circ}\text{C}$ ., das der Maxima  $21^{\circ}\text{C}$ .

Die Blütenbildung bei der zweiten Pflanze hatte offenbar auf Kosten der Reservesubstanz stattgefunden, diese reichte jedoch nur hin, die älteren, schon am Licht weiter entwickelten Blütenknospen zu entfalten; bei der ersten Pflanze macht sich die Thätigkeit der Blätter am Licht wesentlich dadurch geltend, dass im Recipienten ein Paar sehr junger Inflorescenzen oberhalb der beiden ersten zur vollen Entwicklung kam; zudem trat hier keine Erschöpfung der Pflanze ein, die Blätter blieben grün und vermehrten sich, während sie bei der im Finstern befindlichen Pflanze zum grossen Theil ausgesogen wurden.

#### *Cucurbita Pepo*<sup>1)</sup>.

Versuch 9. Unter allen bisher gemachten Versuchen hat dieser die günstigsten Resultate bezüglich der Blütenbildung im Finstern bei gleichzeitiger Beleuchtung der grünen Blätter geliefert; dies muss der Kraft der grossen Pflanze, der sehr bedeutenden Blattfläche derselben und der günstigen Beleuchtung zugeschrieben werden; die Pflanze stand während des Versuchs in einem Gewächshaus, wo sie an sonnigen Tagen vom Morgen bis zum Abend vom direkten Sonnenlicht getroffen wurde. Der Versuch begann am 3. Juni 1864, die Pflanze war in einem sehr grossen Topf mit stark gedüngter Erde erwachsen, ihr Stamm 120 cm lang und sie besass 11 grüne Blätter, in deren Achseln zahlreiche Blüten- und Laubknospen sich vorfanden; eine Blüthe in der ersten Blattachsel war bereits offen. Die 7 grösseren Blätter hatten im Mittel ungefähr je 300 qcm, die 4 anderen erreichten später 200—250 qcm. Der Gipfel, welcher in einen der grossen, Eingangs genannten, Recipienten eingeführt wurde, hatte ein 4 cm langes Blatt; die älteste männliche Knospe war 22 mm lang, die älteste weibliche

1) Man vergl. den Anhang mit dem Bild von 1882. Zusatz 1892.

20 mm und die Untersuchung einiger anderen gleichartigen Gipfeltriebe zeigte, dass zwischen den jungen Blättern noch 12—19 Blütenknospen bis zu  $\frac{1}{2}$  mm Länge abwärts verborgen sein konnten. Von den später im Recipienten entwickelten Blüten können also die ersten 19 möglicherweise schon vor der Einführung des Gipfels in den Recipienten vorhanden gewesen sein, die Mehrzahl derselben jedoch nur wenige mm Länge gehabt haben. Die 20. und folgenden im Recipienten entwickelten Blüten<sup>1)</sup> dürfen als solche betrachtet werden, die ihren Lebenslauf im Finstern begonnen und vollendet haben. Der als Recipient benutzte Kasten war 73 cm lang, der quadratische Querschnitt desselben hatte 31 cm Seite.

Am 20. Juni hatte in jeder Blattachsel ausserhalb des Recipienten schon eine Blume abgeblüht und der Blütenordnung entsprechend entfaltete sich an diesem Tage die älteste im Kasten befindliche Knospe (männlich). Die zweite weibliche Knospe hatte sich weiter entwickelt, war aber verdorben. Die männliche Blüthe hatte einen weissen, stark gedrehten Stiel, die Kelchbasis war weiss, statt grün, die Kelchzipfel von früher her noch ein wenig grün; die sehr lebhaft gelb gefärbte Corolle hatte sich ebenso vollständig wie am Licht geöffnet, die Länge eines Zipfels, vom Kelch an gerechnet, betrug 76 mm, die Spannweite des Saumes ungefähr 130 mm, der Pollen war reichlich verstäubt. Der im Recipienten entwickelte Stammtheil, vollständig farblos und mit vielen kleinen gelben Blättern und Blütenknospen besetzt, konnte ungefähr 1 m lang sein.

Am 24. Juni hatten sich aus den Laubsprossen in den Achseln der ausserhalb befindlichen Blätter wieder mehrere Blüten gebildet, im Kasten blühte eine zweite männliche Blume, ihr Pollen war reichlich ausgetreten, die Kelchzipfel zeigten nur an der Spitze noch eine Spur von Grün, die Corolle war den am Licht entwickelten an Grösse und Farbe vollkommen gleich, ihr Stiel hatte die enorme Länge von 68 cm und zeigte die früher von mir<sup>2)</sup> an etiolirten Stammtheilen beschriebene Torsion im höchsten Grade, er war vollkommen weiss, im Grund der Blüthe fand sich viel Nektar. Das völlig gelbe Mutterblatt hatte nur ungefähr 15 qcm Fläche.

Am 27. Juni war eine 3. männliche Blüthe offen, sie entsprang aus dem 7. im Recipienten befindlichen Knoten, der von der Eintrittsstelle ungefähr 80 cm

<sup>1)</sup> Die unten genannten Ordnungszahlen der im Recipienten aufgeblühten Knospen beziehen sich aber nur auf die männlichen wirklich entfalteten Blüten, die dazwischen auftretenden weiblichen fielen immer vor der Entfaltung ab. Ihr Auftreten und ihre Zahl konnte bei der Einrichtung des Recipienten nicht genau kontrollirt werden; wahrscheinlich darf aber schon die 12. oder 13. männliche Blüthe als im Finstern neu gebildet angenommen werden.

<sup>2)</sup> Bot. Zeitg. 1863. a. a. O. p. 17 (dort ist auch bei der 32. Zeile von oben links der Name Cucurbita Pepo einzuschieben; und p. 21 ist in der 17. Zeile von unten rechts 54 cm zu setzen, statt 5—4 cm).

entfernt war; der Blütenstiel selbst war 40 cm lang, der Kelch vollkommen weiss, selbst an den Zipfeln keine Spur von Grün, diese dritte Blüthe war nur ungefähr halb so gross wie die vorigen, die Färbung der Corolle nicht gesättigt, der Antherenapparat verhältnissmässig klein, nicht geöffnet, die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass diejenigen Zellen der Antherenwandungen, welche sich in Spiralfaserzellen hätten umwandeln sollen, keine Spur von dieser Bildung zeigten, sondern saftig, parenchymatisch, glattwandig geblieben waren. Die Pollenkörner waren meist viel kleiner als bei den am Licht entwickelten Blüten, nur wenige hatten die normale runde Form, die meisten waren ganz abnorm geformt, zum Theil polyëdrisch, selbst wurstförmig; die Stacheln auf der Exine waren plump, zum Theil verbogen, die Porendeckel nur an wenigen Pollenkörnern ausgebildet.

Am 2. Juli fand ich im Kasten aus dem 8. Knoten entspringend (von der Eintrittsstelle gerechnet) eine prächtig entfaltete Blume, ebenfalls männlich, der weisse, gedrehte Stiel derselben 54 cm lang, der Kelch völlig weiss, die Corolle normal dunkelgelb, sehr gross, die Spannung zwischen den zwei entferntesten Zipfeln 14 cm; die Antheren waren geöffnet und hatten den Pollen entlassen, sie waren den normalen vollkommen gleich und sehr gross, in Wasser gebracht sprangen die Deckel der Exine ab und es traten dicke Wülste des Inhaltes hervor, was selbst bei den besseren Körnern der vorigen Blüthe nicht geschah, die Spiralfaserzellen der Antherenwandungen waren meist vollkommen ausgebildet, nur an 2 Lokulamenten waren die Spiralfasern nicht vorhanden, hier auch die Antherenwandung nicht gesprungen und die an dieser Stelle liegenden Pollenkörner waren klein und abnorm gestaltet. — In den Haaren des Kelehes war das Protoplasma in der gewöhnlichen Form wie bei anderen Kürbishaaren vorhanden, die strömende Bewegung sehr lebhaft <sup>1)</sup>. Die gelben gegliederten Haare der Corolle enthielten sehr viel Protoplasma, welches in der Nähe des Kerns einen grossen Klumpen bildet, es enthält neben vielen grösseren ölartigen Körnchen auch viele gelbe, wolkige, verschwommene Massen, ausserdem ist aber auch das gewöhnliche farblose Protoplasmanetz mit deutlich bewegten Stromfäden vorhanden. Die gelbe Färbung der Corolle selbst rührt von weichen, intensiv gelb gefärbten, rundlichen Körnern her, welche an den Wandungen der Zellen dicht neben einander gelagert sind, ganz in derselben Weise wie die wandständigen Chlorophyllkörner; stellenweise bildet diese gelbe Substanz auch einen homogenen Wandüberzug.

Am 6. Juli war eine fünfte Blüthe aus dem elften Knoten im Kasten geöffnet mit einem 50 cm langen weissen Stiel, der Kelch ganz

1) Auf die Unabhängigkeit der „Cirkulation“ der Characeen vom Licht machte schon Nägeli (Beiträge zur wissensch. Botanik 1860. II. p. 78—80) aufmerksam: die Protoplasma-bewegung der im Finstern gewachsenen Kürbishaare habe ich bereits bot. Zeitg. 1863. a. a. O. p. 3 erwähnt.



weiss, die Blumenkrone prachtvoll gefärbt und sogar grösser als irgend eine Blüthe derselben Pflanze am Licht, die grösste Spannung der Zipfel betrug 20 cm, die Färbung brennend orange-gelb, die reichlich entlassenen Pollenkörner waren vollkommen normal, im Grunde der Blüthe fand sich sehr viel Nektar.

Am 7. Juli war eine ebenso grosse und schöne Blüthe im Kasten offen; sie war ungefähr doppelt so gross, wie die gleichzeitig am Licht blühenden, aus den Seitensprossen entstandenen Blüthen, die Farbe lebhaft orange-gelb, der Pollen entlassen.

Am 9. Juli waren aus dem 12. Doppelknoten entspringend zwei schöne Blüthen mit 50 und 60 cm langen Stielen aufgeblüht, an Form, Grösse und Farbe normal, beide aber mit 6 Corollenzipfeln, die eine mit 6, die andere mit 7 Kelchzipfeln versehen, was jedoch nicht als Abnormität betrachtet werden darf, da ich am Licht Kürbisblüthen von 3—7 Zipfeln gefunden habe. Wirklich abnorm war dagegen der Pollen, ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Körner war bei der einen Blüthe zu klein, die andern aber voll und gross; die zweite Blüthe enthielt dagegen fast lauter schlechte Pollenkörner, die Spiralfaserzellen der Antheren waren nur schwach entwickelt.

Bis zum 12. Juli entwickelte sich die 9., 10. und 11. Blüthe, sämmtlich männlich gleich den früheren, aber ohne wahrnehmbare Abnormität.

Am 15. Juli blühte eine 12. Blume an einem Zweige aus der Achsel des vierten Blattes im Kasten, sie bot nichts Abnormes dar, war aber kleiner als die früheren.

Am folgenden Tage war eine 13. und 14. Blüthe vorhanden. Bis zu diesem Tage waren die 11 Blätter des Hauptstammes am Licht gelb geworden, die aus ihren Achseln austretenden Zweige hatten aber noch grüne Blätter und fuhren fort, Blüthen zu bringen.

Am 17. Juli öffnete sich die 15.—21. Blüthe, also 7 zu gleicher Zeit.

Am folgenden Tage desgl. die 22., sie hatte 8 Corollenzipfel, war aber sonst in Grösse, Form und Färbung gleich den vorigen normal. Die Antheren entliessen sämmtlich viel Pollen. Der Pollen dieser 22. Blüthe zeigte nicht ein einziges abnormes Korn, die Körner waren gross und voll, die Stacheln sehr schön ausgebildet, auf Zusatz von Wasser lösten sich die Deckel ab, die Fovilla quoll in dicken Wülsten heraus, das gelbe Oel auf der Oberfläche der Pollenkörner war reichlich vorhanden, die Antherenfächer sämmtlich aufgesprungen und ihre Spiralfaserzellen vollkommen entwickelt.

An diesem Tage wurde der Versuch beendet und am 16., 17. und 18. Knoten des etiolirten Stammes fanden sich noch 8 grosse männliche Blütenknospen mit schon gefärbter Corolle. Der Gipfel trug eine Rosette dicht gedrängter Blütenknospen, deren 28 deutlich zu erkennen waren, darunter 8 weibliche; in den Achseln der Blättchen der zahlreichen Seitenzweige innerhalb des Recipienten fanden sich ausserdem noch 13 kleine

männliche und 3 weibliche Knospen von 1—2 cm Länge. Die zahlreichen weiblichen Blütenknospen, welche während der Versuchsdauer entstanden und wieder abgefallen waren, konnten nicht genauer gezählt werden. Dass die zahlreichen Blüten sich in tiefer Finsterniss entwickelt hatten, geht nicht nur aus der Farblosigkeit der Internodien, Blütenstiele und Kelche, sondern auch daraus hervor, dass die Laubblätter im Kasten mit Ausnahme der ersten nur 6—1 qcm Fläche erreichten und gelblich weiss blieben, ohne eine Spur von Chlorophyll zu bilden. Die überaus zahlreichen Ranken hatten sich zum Theil eingerollt, zum Theil um Blüten- und Blattstiele gewickelt und waren natürlich ebenso vergeilt wie die übrigen vegetativen Theile. Der Stamm innerhalb des Kastens war 205 cm lang und von der Mitte bis zum Gipfel hin bandförmig, 15 mm breit, 4 mm dick. Es wurde schon erwähnt, dass die ursprünglichen 11 Blätter am Licht gelb geworden waren, die Zweige besaßen aber noch zusammen 31 kleine grüne Blätter, deren mittlere Flächenausdehnung ungefähr 15 qcm betrug. Die Temperatur an dem Standort der Pflanze konnte nicht regelmässig beobachtet werden, innerhalb des Kastens stieg sie aber an sonnigen Tagen trotz der Beschattung desselben so hoch, dass die hineingebrachte Hand ein sehr lebhaftes Gefühl von Wärme empfand.

Es ist noch die Bemerkung nachzutragen, dass alle im Recipienten in tiefer Finsterniss entwickelten Blüten sich zu derselben Zeit Morgens öffneten wie die am Licht, und dass sie gegen Mittag gleich diesen schlaff wurden. Die dadurch bezeichnete Periodicität des Blühens ist also bei dem Kürbis von der Periodicität der Beleuchtung unabhängig; dagegen scheint nach dem früher Gesagten die Periode des Blühens bei *Ipomaea purpurea* durch den periodischen Wechsel von Tag und Nacht in ihrem Zeitmass bestimmt zu werden.

Versuch 10<sup>1)</sup>. Am 30. Juli 1864 wurde ein neuer Versuch in ähnlicher Art und an demselben Ort begonnen. Die Kürbispflanze war im Freien in einem sehr grossen Blumentopf erwachsen. Alle schlechten Blätter, sämtliche Laubsprossen der Blattachsen und die 5 bereits abgeblühten männlichen Blumen wurden abgeschnitten und so alle Neubildungen ausserhalb unmöglich gemacht. Der 125 cm lange Stamm behielt 13 zum Theil sehr grosse Blätter. Der in den Recipienten eingeführte Gipfel desselben besass mehrere junge Blätter, deren ältestes 6 qcm Fläche darbot und 8 sichtbare Blütenknospen, deren älteste männliche 20 mm lang war, darunter befanden sich auch 2 weibliche von 11 und 8 mm Länge.

Am 12. August fand ich im Kasten eine männliche und eine weibliche Blüte vollkommen entwickelt; der Fruchtknoten der letzteren war

1) Es war wünschenswerth, Kürbispflanzen von ungefähr gleicher Grösse ganz in einen finsternen Raum einzuschliessen, um das weitere Verhalten mit dem von Vers. 9 u. 10 zu vergleichen; es fehlte mir aber an einem hinreichend geräumigen Recipienten für eine so grosse Pflanze.

gelblich-weiss; ihre Narbe wurde mit dem Pollen von 4 am Licht erwachsenen männlichen Blüten befruchtet. Am nächsten Tage öffnete sich eine zweite weibliche Blüthe, welche, ohne befruchtet zu werden, verwelkte. Bis zum 6. Sept. entwickelte sich nun aus der befruchteten weiblichen Blüthe eine 12 cm lange länglich-eiförmige Frucht. Der Versuch musste unterbrochen werden; es fanden sich noch 4 männliche Blüten und zahlreiche männliche und weibliche Knospen. Die im Finstern entwickelte Frucht hatte eine weiss-gelbe Schale, auf welcher sich aber zahlreiche deutlich grüne Punkte befanden, diese können jedoch nicht als ein Zeichen zu geringer Dunkelheit betrachtet werden, da alle vegetativen Theile vollständig vergeilt, nicht die kleinste Spur von grüner Färbung zeigten. Unter den zahlreichen Kernen der zerschnittenen unreifen Frucht fanden sich ungefähr 35, deren Embryo bereits soweit entwickelt war, dass man mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen durfte, diese Kerne würden bei längerer Dauer des Versuches reif geworden sein. Die unreife Frucht wog frisch 472,5 g, der etiolirte im Recipienten befindliche Stammtheil sammt Blättern und Blütenstielen nur 81,8 g (frisch). Die ganze Masse der im Finstern erwachsenen Theile wog also über 554 g, der Gipfel einer anderen Pflanze, der dem in den Recipienten eingeführten Gipfel möglichst gleich genommen wurde, wog nicht ganz 2 g, woraus die Zunahme der im Recipienten entwickelten Theile an Lebendgewicht zu ersehen ist. Stamm, Blätter und Wurzel ausserhalb des Recipienten wogen zusammen frisch 232,6 g, also fast nur halb so viel wie die im Finstern entstandene Frucht; von den 13 ursprünglich vorhandenen grünen Blättern waren aber nur noch 2 grün, die anderen gelb und ausgesogen. Die grünen Blätter dieser Pflanze wurden in den ersten und letzten 8 Tagen von der Sonne getroffen, in der Zwischenzeit war meist trübes Wetter.

---

Im Anschluss an die hier erfolgte Fruchtbildung im Finstern und an die früher<sup>1)</sup> beschriebene von *Nicotiana rustica* mögen einige andere Versuche der Art, die indessen noch zu keinem ganz befriedigenden Ergebniss geführt haben, vorläufig erwähnt werden.

Am 3. Juli 1863 umgab ich eine Inflorescenz von *Allium Porrum*, die nur wenige geöffnete Blüten, meist Blütenknospen, enthielt, zuerst mit einer Umhüllung von Stanniol, mit einer zweiten von schwarzem Papier, über welche beide noch ein Beutel von schwarzem Ledertuch gebunden wurde. Die Pflanze stand im Freien; am 15. Sept. wurden die Umhüllungen weggenommen, die meisten Früchte waren weich, zum Theil faulig, es fanden sich aber noch 28 Früchte im besten Zustande mit harten schwarzen Samen.

<sup>1)</sup> Bot. Zeitg. 1863. a. a. O. p. 5.



Diese wurden am 5. Okt. ausgesät, es entwickelten sich daraus aber nur 8 Keimpflanzen, die kräftig fortwuchsen und am 23. Dez. je 3 Blätter besaßen, deren längstes 23 cm hoch war.

In gleicher Art wurde am 12. Juli 1863 an zwei geöffneten Blüten von *Papaver somniferum* im Freien eine verdunkelnde Umhüllung angebracht. Am 10. August war die Frucht in dem einen Fall verfault, bei der anderen Pflanze dagegen fand sich in der Umhüllung ein reifer Mohnkopf von mittlerer Grösse, 5,5 cm lang, 3,2 cm breit, mit ungefähr 500 wohlgebildeten Samen (weisse Sorte); sie wurden zu verschiedenen Zeiten ausgesät, es keimten aber nur 6, die nach der Entwicklung der Kotyledonen zu Grunde gingen. Der geringe Erfolg bei diesen ersten Versuchen rührte zum Theil gewiss daher, dass die Früchte innerhalb der finsternen Umhüllung zu wenig Luft vorfanden und die Umhüllungen selbst durch die Sonnenstrahlen allzu stark erhitzt wurden.

Am 21. Juni 1864 wurden 2 Pflanzen von *Papaver somniferum*, in 2 Töpfen im Freien erwachsen, neben einander an ein Südostfenster gestellt, bei beiden war die erste Blütenknospe des Hauptstammes eben zum Aufbrechen bereit. Bei der einen Pflanze wurde dieselbe in einen grossen, aus Pappdeckel bestehenden Recipienten eingeführt, wo die Blüthe sich bald öffnete. Die beiden Pflanzen waren ziemlich schwach und klein, jede besass 12 Blätter am Hauptstamm und entwickelte noch einige Blüten und kleine Früchte. Am 22. Juli waren die Blätter sämmtlich vertrocknet, die im Recipienten entstandene Frucht war eben so gross wie die entsprechende der anderen Pflanze am Licht, auch gleich dieser bereift, die Löcher unter dem Narbenrand hatten sich geöffnet. Während der Versuchsdauer war der Recipient einmal geöffnet worden und die unreife Frucht zeigte sich damals gelblich-weiss, also etiolirt; die beiden Kapseln, in gleicher Weise vom Stiel abgeschnitten, wurden gewogen; die im Finstern entwickelte Frucht ergab für die lufttrockene Kapsel ein Gewicht von 0,507 g, für die Samen 0,460 g; die Kapsel der am Licht gereiften Frucht wog 0,505 g, die Samen derselben 0,610 g. Die Kapsel wog also in beiden Fällen gleich viel, während die im Finstern entwickelten Samen gegenüber den am Licht entwickelten einen bedeutenden Ausfall zeigten; die Samen beider Früchte, im Juli ausgesät, haben nicht eine einzige Keimpflanze geliefert.

#### *Linum usitatissimum.*

Versuch 11. Am 1. Juni 1864 wurde ein Versuch in folgender Weise eingeleitet. In dem Topf befanden sich 14 Pflanzen, deren jede ungefähr 80—90 völlig entwickelte Laubblätter trug, am Gipfel fanden sich ausser jungen Blättern die ersten Blütenknospen, deren älteste 3—4 mm lang waren; der Kelch grün, Krone und Staubfäden noch sehr klein und farblos. Von 5 Pflanzen wurde der Gipfel durch den Boden in einen Re-

recipienten von 40 cm Höhe und 20 cm Breite eingeführt; der Apparat stand am Westfenster meiner Wohnung, der Versuch dauerte bis zum 22. Juni. Die in den Recipienten eingeschlossenen Gipfel bildeten 16—18 cm hohe farblose Verlängerungen, deren Blätter an der Spitze noch grün, an der Basis weiss waren; der grüne Theil jedes Blattes vertrocknete, während der nachgewachsene weisse frisch blieb. Die Blütenknospen, welche schon am Licht vorher die angegebene Grösse erreicht hatten, wuchsen nur wenig (bis 4—5 mm), es bildeten sich einige neue von 2—3 mm Länge mit weissgelben Kelchblättern, eine weitere Entwicklung trat nicht ein; die etiolirten Theile verdarben bis zum 22. Juni. Die anderen in demselben Topf vegetirenden Pflanzen entwickelten zahlreiche Blüten und grosse, wohlgebildete Früchte. Auch diese Blüten öffneten sich, jedoch nicht in der gewöhnlichen Weise, die blauen Blumenblätter stellten sich nicht wie am vollen Tageslicht im Freien zu einer Kreisfläche zusammen, sondern jedes ragte für sich nach anderer Richtung aus dem Kelch hervor; dasselbe Verhalten beobachtete ich an zahlreichen anderen Pflanzen dieser Art, welche ich früher im Zimmer kultivirte; die gleiche Unregelmässigkeit zeigen auch solche Leinpflanzen, welche im Freien bis zur Entfaltung der Blüten erwachsen, in einen finsternen Raum gestellt werden. Das Aufblühen der Blumenkrone ist daher bei dem Lein in einer Art von der Intensität des Lichts abhängig, wie ich es bisher bei keiner anderen Pflanze beobachtet habe. Aber nicht nur der Akt des Aufblühens, sondern auch das Wachsthum der Blütenknospen erfordert, wie aus dem Obigen und früheren von mir gemachten Versuchen zu schliessen ist, wahrscheinlich den Lichteinfluss auf die ganze Pflanze. Einen entsprechenden Erfolg bot auch der gleichzeitig gemachte Gegenversuch. In einem zweiten Blumentopf waren gleichzeitig mit jenen und am selben Standort 16 Pflanzen bis zum 1. Juni erzogen worden. In den finsternen Raum gestellt, verdarben die Pflanzen binnen 12 Tagen vollständig, ohne ihre 3—4 mm langen Blütenknospen weiter auszubilden und ohne das geringste Wachsthum der vegetativen Theile; die Blätter wurden nicht gelb, nicht ausgesogen, sie blieben grün, hingen aber schlaff herab, die Gipfel neigten über. Das gleiche Verhalten zeigte sich auch bei mehreren Versuchen im Sommer 1863.

*Linum usitatissimum* scheint also den Einfluss des Tageslichtes weit weniger entbehren zu können als die bisher genannten Pflanzen und vielleicht darf ihm in dieser Beziehung noch *Mimosa pudica* zur Seite gestellt werden.

Bonn, den 27. Dezember 1864.

### Nachträgliche Anmerkung zu den Abhandlungen VIII. und IX.

Zusatz 1892.

Das Gesamtergebniss meiner langjährigen Untersuchungen über das Etiolement habe ich in meinem Werk: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“, speciell in der 2. Aufl. 1887 p. 537 ff. zusammenfassend dargestellt. — Hier möchte ich nur im Anschluss an die beiden vorausgehenden Abhandlungen folgende Sätze aufstellen:

1. Das Etiolement ist eine durch zu geringe oder ganz fehlende Lichtwirkung entstandene Krankheit.

2. Normale, unter dem Wechsel von Tag und Nacht entstandene und fortwachsende Blätter und Internodien wachsen unter dem Einfluss des Lichtes temporär langsamer als im Finstern oder bei geringer Beleuchtung.

3. Das Kleinbleiben etiolirter Blätter von Keimpflanzen beruht auf krankhaft abnormer Ernährung und beweist nichts für den unmittelbaren Einfluss der Finsterniss auf das Wachsthum, da ich in meinen Vorlesungen 1882 u. 1887 gezeigt habe, dass die Laubblätter von *Cucurbita maxima* im Finstern sich vollkommen normal ausbilden und dieselbe Grösse erreichen wie im Licht, wenn der Spross durch grüne Blätter am Licht kräftig ernährt wird und den im Finstern erwachsenen aber gelben Blättern reichlich Nahrung zugeführt wird.

4. Nur die im normalen Zustand chlorophyllreichen Organe etioliren; chlorophyllfreie Blüthentheile, Früchte und Samen bilden sich bei hinreichender Ernährung auch im Finstern normal aus.

---



## X.

### Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen.

1864.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1864.)

#### 1. Litteratur.

Die Angaben der Schriftsteller über die Wirkungen verschiedenfarbigen Lichts auf das Ergrünen<sup>1)</sup> der Pflanzen und die Gasabscheidung aus chlorophyllhaltigen Organen<sup>2)</sup> stimmen, trotz der Verschiedenheit der Beobachtungsmethoden, doch in einem Punkte überein: sie machen es wahrscheinlich dass diese chemischen Vorgänge in der Pflanze vorzugsweise durch Strahlen von geringerer Brechbarkeit (die gelben und beiderseits benachbarten) angeregt werden, während bekanntlich chemische Vorgänge anderer Art, wie die Zersetzung der Silbersalze, die Verbindung der Elemente der Salzsäure u. s. w. in den stärker brechbaren Theilen des Spektrums (den blauen violetten, ultravioletten) mit grösster Energie stattfinden.

---

<sup>1)</sup> Es handelt sich hier allein um die Bildung des grünen Farbstoffs, da die Gestaltungsvorgänge, welche zur Entstehung der Chlorophyllkörner führen, auch im Finstern stattfinden können, wie ich in Flora 1862, p. 184 und botan. Zeitg. 1862, No. 44 gezeigt habe. — Aber auch die Abhängigkeit des Ergrünens vom Licht ist nicht allgemein; mit Gewissheit unterbleibt die Bildung des grünen Farbstoffs im Finstern nur bei allen Mono- und Dikotylen, die ich beobachtete, während die Keimpflanzen von *Pinus Pinea*, *sylvestris*, *Strobus*, *canadensis*, *Thuja orientalis* (vielleicht aller *Gymnospermen*) in tiefster Finsterniss ergrünen; ähnlich scheinen sich die aus Rhizomen austreibenden Farnwedel zu verhalten; ob die übrigen Kryptogamen zur Chlorophyllbildung des Lichts bedürfen, ist noch zu untersuchen (die *Equiseten* gewiss. Zusatz 1892).

<sup>2)</sup> Corenwinder's unrichtige Deutung der Sauerstoffabscheidung bunter Blätter (*Comptes rendus* 1863, p. 268) ist von Cloëz (a. a. O. p. 834) widerlegt worden; er zeigt, dass auch die bunten Blätter nur nach Massgabe des in ihnen enthaltenen Chlorophylls unter dem Einflusse des Lichts Sauerstoff abscheiden.

Dagegen führt die Mehrzahl der Beobachtungen und unter ihnen gerade die zuverlässigeren zu dem Resultate, dass die heliotropische Krümmung<sup>1)</sup> durch die stark brechbaren Elemente des Sonnenlichts kräftiger als durch die stark leuchtenden veranlasst wird. Geringer an Zahl, nach mangelhafteren Methoden ausgeführt und daher einander widersprechend sind die Beobachtungen über den Einfluss der Strahlen verschiedener Wellenlänge auf das Wachsthum der Organe.

1. Das Ergrünen unter farbigem Lichte. Ch. Daubeny<sup>2)</sup>, auf dessen Beobachtungsmethode ich noch unten zurückkomme, giebt an, dass das durch ein oranges Glas gegangene Licht das Ergrünen von Bohnenblättern viel rascher bewirkt habe, als das blaue Licht, welches von einer Kupferlösung durchgelassen wurde, obgleich die Wirkung auf salpetersaures Silberoxyd bei dem ersteren schwächer war als bei diesem.

D. P. Gardner<sup>3)</sup> leitete einen Sonnenstrahl in ein finsternes Zimmer, wo er durch ein Flintglasprisma zerlegt wurde; in die farbigen Räume des Spektrums, 15 Fuss vom Prisma entfernt, wurden etiolirte Keimpflanzen von Kohl, Senf, Erbsen, Buffbohnen gebracht: das Ergrünen fand stets im gelben Lichte am schnellsten statt, langsamer im Orange und Grün; im Violett war binnen 17 1/2 Stunden die Wirkung noch nicht so stark, wie im Gelb binnen 3 1/2 Stunden. Die chlorophyllbildende Kraft der verschieden brechbaren Strahlen stimmte also mit ihrer bekannten Wirkung auf Silber-salze u. s. w. nicht überein. Gardner zeigte dies auch, indem Sonnenlicht, welches durch eine Auflösung von doppelt chromsaurem Kali gegangen war, und so seine Wirkung auf die Daguerre'sche Platte verloren hatte, dennoch das Ergrünen des Chlorophylls bewirkte. Anderseits fällt nach ihm das rascheste Ergrünen auch nicht mit dem Wärmemaximum des Spektrums zusammen.

Guillemain<sup>4)</sup> wiederholte Gardner's Versuche mit verbesserten optischen Mitteln an etiolirten Gerstenkeimpflanzen. Um die Wirkung der brechbarsten Strahlen zu konstatiren, verwendete er zwei Quarzprismen, für die am wenigsten brechbaren benutzte er ein Steinsalzprisma, für die von mittlerer Brechbarkeit ein solches von Flintglas. Die in Kästen stehenden etiolirten Pflanzen wurden in die durch Schirme getrennten Abtheilungen des Spektrums gestellt. Guillemain fasst die so gewonnenen Resultate folgendermassen zusammen: „Wenn man die Kurve der Lichtintensitäten einerseits bis zu den äussersten fluorescirenden Strahlen und anderseits bis zum

1) Darunter ist im Folgenden immer nur die Krümmung konkav gegen das einfallende stärkere Licht zu verstehen, also der positive Heliotropismus.

2) On the action of light u. s. w. in philosoph. Transactions 1836. Pars I. p. 149 ff.

3) Froriep's Notizen 1844. Bd. 30. No. 11.

4) Production de la chlorophylle etc. Annales des sciences nat. 1857. VII. p. 160.

Wärmemaximum verlängerte, ohne sie plötzlich jenseits des Roths und Violetts sinken zu lassen, so würde sie nahezu in einem jeden ihrer Punkte die relative Fähigkeit jedes Strahles, Chlorophyllbildung hervorzurufen, bezeichnen“, diese Fähigkeit ist also nach Guillemain im höchsten Grade der gelben und beiderseits benachbarten Region des Spektrums eigen und wird um so schwächer, je mehr man sich den beiden Enden desselben nähert; er hebt hervor, dass die grüne Materie sich vorzugsweise unter dem Einflusse der gefärbten Theile des Spektrums (zwischen den Linien *A* und *H*) bilde, dass aber auch diejenigen Strahlen, welche die Retina nicht affiziren, das Ergrünen, obwohl in geringerem Grade, veranlassen können.

Schon lange, bevor Gardner's Angaben durch die eben citirte Arbeit Guillemain's bestätigt wurden, hatte Rob. Hunt (1847) dagegen polemisirt<sup>1)</sup>; es ist aber schwer, aus der sehr unklaren Ausdrucksweise dieses Schriftstellers seine Meinung zu errathen; eine modifizierte Wiederholung des Gardner'schen Versuchs führte zu einem in der Hauptsache bestätigenden Resultat, denn er fand, „dass auf allen Theilen des Spektrums, welches mit unbewaffneten Augen (?) erkennbar Licht und Farbe gab, die Blätter junger Pflanzen von gemeiner Kresse, Senf, Resede und Erbsen in bleichem Zustande, nach längerer oder kürzerer Zeit grün wurden<sup>2)</sup>. Die weitere Versicherung, „er habe (p. 342) unter einer Lösung von doppelt chromsaurem Kali Pflanzen grünend (?) gehabt, die wenn nicht bleich, doch ganz ohne Grün (?) waren“, ist kaum verständlich, gewiss ist aber, dass nach meinen eigenen Versuchen Pflanzen in dem Lichte, welches durch die genannte Lösung gegangen ist, vollständig grün werden.

2. Der Einfluss farbigen Lichts auf die Gasabscheidung wurde zuerst ausführlich von Daubeny untersucht<sup>3)</sup>. Er brachte die grünen Blätter, die er leider meist von Landpflanzen nahm, in irdene Gefässe (jars), welche mit kohlensaurem Wasser gefüllt waren; durch ein farbiges Glas oder eine mit farbiger Flüssigkeit gefüllte Flasche trat das Licht zur Pflanze. Die für die vergleichenden Beobachtungen bestimmten Blätter waren von möglichst gleicher Grösse und wurden vorher in Bezug auf die Gleichheit ihrer Gasabscheidung geprüft, ein Verfahren, welches vor Irrthümern allerdings nicht schützt. Das von den farbigen Medien durchgelassene Licht wurde

1) Untersuchungen über den Einfluss der Sonnenstrahlen auf das Wachsthum der Pflanzen von Rob. Hunt, übersetzt von S. Susmann in der botan. Zeitg. 1851, p. 341 ff. (aus Report of the 17. meeting of the british association for the advancement of science, held at Oxford June 1847. London 1848).

2) Die Angabe, dass Kresse und Senf am schnellsten im grünen Strahl, Resede im gelben, Erbsen im blauen ergrünt, mag einstweilen auf sich beruhen. — Da mir das Original nicht zu Gebote steht, so kann ich nur nach der gen. Uebersetzung citiren.

3) S. die oben gen. Arbeit Daubeny's.



mit dem Prisma auf seine Bestandtheile geprüft, seine Helligkeit, seine erwärmende und chemische Wirkung (auf salpetersaures Silber) vergleichend bestimmt. Es wurde farbloses, oranges, rothes, blaues, purpurfarbiges und grünes Glas, ferner eine mit Kupferoxydammoniak und eine mit Portwein gefüllte Flasche angewendet. Mit Rücksicht auf meine unten zu beschreibenden Beobachtungen führe ich nur an, dass das orange Glas: Roth, Gelb und Grün bis zum Blau, die Kupferammoniakflüssigkeit vom Grün ab Blau und Violett durchliess; die Leuchtkraft beider wird wie 6 : 2, die chemische Wirkung wie 4 : 5, die erwärmende wie 6 : 1 angegeben.

Die untersuchten Pflanzentheile waren Blätter von *Brassica oleracea*, *Salicornia herbacea*, *Tussilago hybrida*, *Cochlearia Armoracia*, *Mentha viridis* und *Fucus digitatus*. Das unter der verschiedenen Beleuchtung ausgeschiedene Gas wurde seinem Volumen nach bestimmt und die eudiometrische Analyse mit Phosphor vorgenommen.

Daubeny selbst ist in Bezug auf die Resultate seiner Beobachtungen wortkarg; aus seinen Tabellen aber lässt sich ungefähr folgendes entnehmen: 1. das ausgeschiedene Gas ist niemals reiner Sauerstoff, sondern immer mit Stickstoff gemengt; 2. die Gesamtmenge des ausgeschiedenen Gases war unter farbigem Lichte immer kleiner als im weissen; 3. vergleicht man die farbigen Medien bezüglich der Gesamtmenge des unter ihnen ausgeschiedenen Gases, so steht das orange Glas obenan; das sehr rein rothe durch Portwein gegangene Licht bewirkte in den 3 angegebenen Fällen keine Gasabscheidung; das durch Kupferoxydammoniak gegangene gab immer ungünstigere Resultate, als durch oranges Glas einfallende; 4. der Procentgehalt an Sauerstoff im ausgeschiedenen Gas war unter farbigem Lichte immer kleiner als im weissen; vergleicht man dieses Verhältniss im orangen und blauen Lichte, so geben die Tabellen kein konstantes Resultat.

Daubeny spricht sich allgemein dahin aus, dass die Wirkung des Lichts auf die Vegetation (also auch die Gasabscheidung) wesentlich nur von der Leuchtkraft bestimmt wird.

Hunt hat in seiner schon citirten Arbeit (p. 321 ff. der bot. Zeitg. 1851) ähnliche Versuche beschrieben; wenn ich nach der verworrenen Darstellung den Sinn seiner Tabelle recht verstehe, zeigt dieselbe, dass unter gelbem Lichte etwas mehr Gas ausgeschieden wird als im rothen und dass die Wirkung des blauen auffallend geringer ist; die untersuchten Pflanzen waren *Mentha viridis*, *Brassica oleracea*, *Mathiola incana*, *Salvia officinalis*. Er selbst kommt zu dem Schlusse: „dass das leuchtende Prinzip (welches er von dem Aktinismus, d. h. der chemischen Wirkung streng sondert) der Sonnenstrahlen wesentlich nöthig ist zur Befähigung der Pflanzen, Kohlensäure der Atmosphäre zersetzen zu können (und Holzfaser zu produziren)“.

Nach Draper, dessen Arbeit ich leider nur aus einem kurzen Citate bei Guillemain kenne, soll das Gelb des Sonnenspektrums das Maximum

der Gasabscheidung bewirken, gegen das Roth einerseits und im Violett anderseits soll sie auf Null herabsinken.

Cloëz und Gratiolet<sup>1)</sup>, die mit *Potamogeton*, *Najas*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum* und *Conferven* arbeiteten, fanden, dass unter farbigen Gläsern weniger Kohlensäure zersetzt wird als unter weissem, diesem zunächst steht das gelbe, das rothe, dann folgt das grüne und endlich das blaue.

3. Die krümmende (heliotropische) Wirkung verschiedener Lichtfarben wurde nach Guillemain zuerst von Sebastian Poggioli mit dem Spektrum untersucht (1817) und er fand, dass die Krümmung im Violett rascher eintritt als im Roth.

Payer<sup>2)</sup> machte Versuche mit *Lepidium sativum* unter farbigen Gläsern und kam zu dem Resultate, dass das blaue Licht am stärksten krümmend wirkt.

Dutrochet<sup>3)</sup> liess diffuses Licht durch eine Glastafel fallen, welche, wie er angiebt, nur rothes Licht durchliess; die Stengel der Keimpflanzen von *Trifolium agrarium*, *Alsine media*, *Papaver somniferum* u. a. krümmten sich dann dem rothen Lichte entgegen, während die von *Lepidium sativum*, *Trifolium pratense* u. a. sich nicht krümmten; er nimmt an, dass die Dicke der Stengel dabei entscheidend sei, indem die ersten nur  $\frac{20}{100}$ — $\frac{50}{100}$  mm, die letzteren  $\frac{65}{100}$ — $\frac{80}{100}$  mm Durchmesser hatten. Uebrigens glaubte er, dass die Krümmung von der Helligkeit abhängt, was entschieden unrichtig ist.

Zantedeschi<sup>4)</sup> fand, dass die Stengel von *Oxalis multiflora* und *Impatiens Balsamina* senkrecht blieben (sich nicht krümmten), wenn sie das Licht durch rothes, oranges und gelbes Glas erhielten, während sie unter andern gefärbten Gläsern sich dem Licht entgegen bogen.

Gardner (a. a. O.) wendete das Spektrum nach der oben angegebenen Art auch auf die heliotropische Krümmung an und fand, dass alle Theile desselben wirksam sind, aber in verschiedenem Grade<sup>5)</sup>. Pflanzen in einem dunklen Kasten, der durch verschiedene Oeffnungen rothes und blaues Licht erhielt, neigten sich dem blauen zu, ebenso wenn das Roth durch Gelb, Orange, Grün ersetzt wurde. Licht, welches durch eine Lösung von Eisensulfocyanid geleitet, seine Wirkung auf die Daguerre'sche Platte verloren hatte, erzeugte ebenso starke Krümmung wie gewöhnliches Licht.

Guillemain (a. a. O.) hat auch diese Angaben Gardners mit den Spektren verschiedener Prismen (von Steinsalz, Quarz und Flintglas) an Keimpflanzen von *Kresse* und weissem Senf geprüft. Seine zahlreichen

1) L'institut 1850, No. 838 und botan. Zeitg. 1851, p. 52.

2) Comptes rendus 1842, p. 1194.

3) Annales des sciences nat. 1843. T. XX. p. 329.

4) Comptes rendus 1843. T. XVI. p. 749.

5) Die von ihm entdeckte und von Guillemain ebenfalls erwähnte „laterale Flexion“ übergehe ich hier, da ich noch nicht Gelegenheit hatte, sie selbst zu sehen.

Versuche führen ihn zu folgenden Schlüssen: Die jungen etiolirten Pflanzen krümmen sich unter dem Einfluss aller Strahlen des Sonnenspektrums, die am wenigsten breehbaren Wärmestrahlen oder die von niedriger Temperatur scheinen allein eine Ausnahme zu machen. Die Wärmestrahlen, welche weniger breehbar sind als das Roth und die ehemisehen Strahlen, welche breehbarer sind als das Violett, zeigen zwei Maxima der Thätigkeit für die Beugung der Stengel; das erste Maximum liegt zwischen den Spektrallinien *H* und *J*; in dem mit dem Quarzprisma erhaltenen Spektrum übersehreitet die Grenze, wo die Krümmung der Stengel aufhört, die Region der durch fluorescirende Substanzen und durch Jodsilber bezeichneten breehbarsten Strahlen jenseits des Violett.

Das zweite Maximum der Krümmung, welches weniger deutlich und weniger fixirt ist, liegt in der ealorisehen Region: dieses Maximum nähert sich um so mehr den Linien *E* und *b*, je mehr die Höhe der Sonne über dem Horizont abnimmt, oder je mehr die Athmosphäre mit Dünsten beladen ist, die ihre Transparenz stören. Diese beiden Maxima sind getrennt durch das Minimum im Blau neben der Linie *F*.

Was endlich die noch übrigen Angaben über die Wirkung farbigen Lichts auf Keimung, Wachsthum, Gewichtszunahme u. s. w. betrifft, so werden dieselben am Schluss dieser Mittheilung eine passendere Stelle finden.

## II. Methode.

Was ich durch die folgenden Versuche zu erreichen wünschte, war nicht die Kenntniss der Wirkungen der verschiedenen Lichtfarben auf die Pflanzen überhaupt, sondern vielmehr die Beantwortung der bestimmteren Frage, ob die Fähigkeit des Lichts, in Pflanzen chemische Prozesse (wie das Ergrünen, die Gasabscheidung) anzuregen, proportional sei seiner Wirkung auf Chlorsilber.

Wenn die Beobachtungen der unter I genannten Schriftsteller richtig sind, so führen sie zur Verneinung dieser Frage; ein Resultat, welches nicht bloss für die Pflanzen-Physiologie, sondern auch für die allgemeine Physik von Bedeutung ist. Sollte es sich zeigen, dass diejenigen Lichtstrahlen, welche auf Chlorsilber keine oder nur unbedeutende Wirkung äussern, dennoch im Stande sind, ehemische Prozesse innerhalb der Pflanze anzuregen, und umgekehrt, so ist man genöthigt anzunehmen, dass ehemische Vorgänge verschiedener Natur auch von Lichtstrahlen sehr verschiedener Breehbarkeit hervorgerufen werden, und es würde sich daraus sogleich die praktische Folgerung ableiten, dass die durch Chlorsilber gemessene ehemische Wirksamkeit eines bestimmten Lichtes noch kein Urtheil über seine Wirkung auf die Vegetation gestattet.

Die Entscheidung jener Frage wäre vielleicht rascher und in einer gefälligeren Form erreicht worden, wenn es mir möglich gewesen wäre, die Pflanzen in einem dunklen Zimmer dem Sonnenspektrum auszusetzen, allein



dieses Mittel stand mir nicht zu Gebote und ich glaube in der That, dass der von mir eingeschlagene Weg, der übrigens durch Gardner bereits angedeutet war, mindestens eben so sicher zum Ziele führt.

Es kam darauf an, die Pflanzen einer zwiefach verschiedenen Beleuchtung auszusetzen, derart, dass sie in dem einen Falle ein helles, stark auf das Auge wirkendes, minder brechbares Licht von geringer photographischer Kraft, im anderen Falle ein solches von entgegengesetzten Eigenschaften erhielten.

Diesen Anforderungen wird genügt, wenn das Sonnenlicht durch die orange Lösung des doppelt chromsauren Kalis und durch die blaue des Kupferoxydammoniaks hindurch geht. Durch geeignete Anwendung dieser beiden Lösungen gelingt es, das Strahlengemenge des weissen Tageslichtes gewissermassen zu halbiren, indem das chromsaure Salz die minder brechbare Hälfte des Spektrums (Roth, Orange, Gelb und etwas Grün), die hinreichend konzentrirte Kupferflüssigkeit dagegen ausser dem brechbarsten Grün, das Blau, Violett und ein gewisses Quantum ultravioletter Strahlen durch-

lässt, dabei ist die Wirkung jenes ersteren, sehr hellen Lichtes auf das photographische Papier sehr schwach, die des dunkelblauen aber sehr energisch.

Die zu beobachtenden Pflanzen wurden in die farblosen Cylindergläser *Ci* Fig. 9 und 10 gebracht, diese nach dem Aufsetzen der Kork-

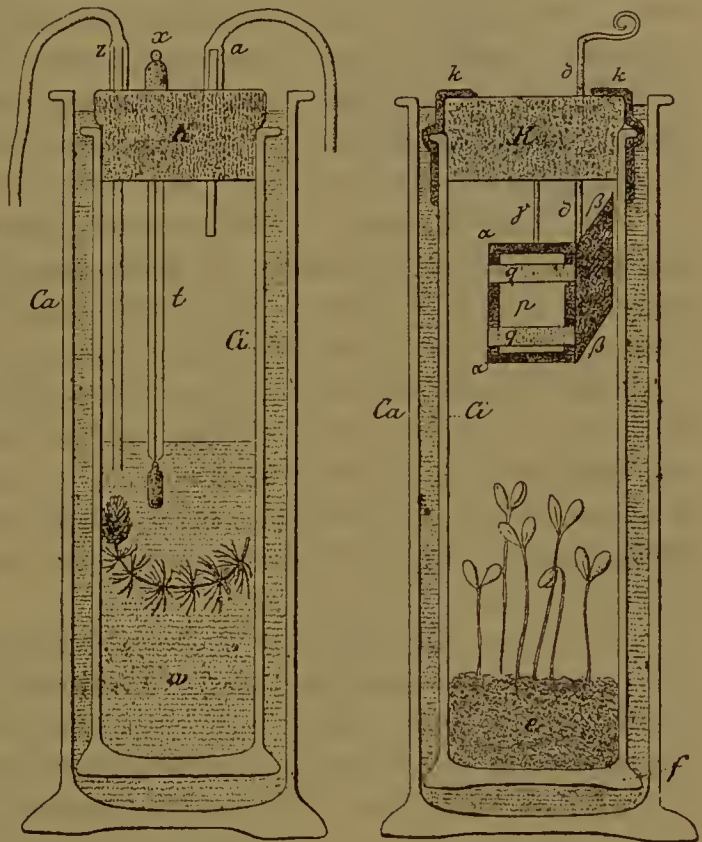


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 9 und 10. Je zwei Glaseylinder *Ca* und *Ci* so in einander gestellt, dass ein Zwischenraum bleibt, der mit *cc* Lösung von doppelt chromsaurem Kali oder Kupferoxydammoniak gefüllt ist. —

In Fig. 9 ist Wasser mit einem Zweig von *Ceratophyllum*; der innere Cylinder *Ci* ist mit dem Kork *K* verschlossen, durch den ein Thermometer *xt* in's Wasser reicht; durch das Rohr *Z* wird Kohlensäure in das Wasser geleitet, die durch *a* entweicht.

In Fig. 10 ist *e* Erde, in welcher Pflanzen gekeimt haben; der Kork *K* ist durch Kautschuk an den Cylinder *Ci* gedichtet; — *p* ein photographisches Papier, am Rahmen *a* befestigt; der Deckel *β* kann durch die Handhabe *δ* an *p* angedrückt oder abgelenkt werden (vergl. Text).

$K$  in die ähnlichen aber grösseren Cylinder  $C a$  eingestellt und der Zwischenraum mit der farbigen Lösung gefüllt. Durch die noch zu beschreibende Einrichtung der Kork- und die Lage des Flüssigkeitsniveaus konnte alles weisse Licht von den Pflanzen abgehalten werden und es kam nun zunächst darauf an, die Eigenschaften des zu den Pflanzen gelangenden Lichtes kennen zu lernen. Dies suchte ich zu erreichen durch eine spektroskopische Prüfung der eingeschalteten Flüssigkeiten und durch Einführung photographischen Papiers in den inneren Raum des Cylinders  $C i$  (Fig. 11).

(Die in der Originalabhandlung näher beschriebene spektroskopische Prüfung des durch die farbige Lösungsschicht in das Innere des Cylinders  $C i$  gelangenden Lichts braucht hier nicht wiederholt zu werden. Zusatz 1892.)

Bei allen folgenden Versuchen wurde das doppelt-chromsaure Kali in gesättigter Lösung angewendet; die Dicke der Schicht zwischen den beiden Cylindern (Fig. 3, 6) betrug 12—15 mm. Das zu den Pflanzen gelangende Licht lässt sich nun nach folgenden Angaben hinreichend beurtheilen:

Bei 1 cm Dicke lässt die gesättigte doppelt-chroms. Kalilösung, von hellen weissen Wolken oder der Sonne selbst beleuchtet, das Roth, Orange und Gelb mit grosser Helligkeit hindurch und ausserdem das dem Gelb benachbarte Grün; das Blau und Violett werden vollkommen absorbiert. Eine Schicht von 1,5 und 2 cm Dicke giebt dasselbe Spektrum, doch wird das noch hindurchgehende Grün immer schwächer.

Von dem schwefelsauren Kupferoxydammoniak wurden vorzugsweise zwei verschieden konzentrirte Lösungen benutzt. Die hellere Lösung  $A$  liess bei 1 cm Dicke alle Farben durch, wenn das Licht von einer weissen Wolke oder der Sonne selbst kam, doch waren Roth, Orange und Gelb sehr geschwächt; das Blau und Violett zeigten dieselbe Intensität und Ausdehnung wie im Spektrum des weissen Lichts; bei 1,5 cm Dicke werden Roth, Orange, Gelb schwächer, bei 2 cm verschwinden sie ganz, wenn das Licht von einer weissen Wolke kommt, bei direktem Sonnenlicht aber lässt selbst eine 2 cm dicke Schicht noch Roth, Orange, Gelb, Grün, neben Blau und Violett durch.

Die viel dunklere Lösung  $B$  liess selbst bei direktem Sonnenlicht und 1 cm Dicke kein Roth, Orange und Gelb durch, das dem Blau benachbarte Grün, das Blau und Violett wurden merklich geschwächt; Schichten von 1,5 und 2 cm Dicke liessen noch weniger Grün hindurch und zeigten das Blau und Violett sehr dunkel.

2. Um die Wirkung des zu den Versuchspflanzen gelangenden Lichtes auf photographischem Papier zu prüfen, wurde die in Fig. 2 und 3 dargestellte Vorrichtung benutzt. Der Kork  $K$  passt sehr genau in die Oeffnung des Cylinders  $C i$  und dringt 2—3 cm tief in diese ein. Der Eisenstift  $\gamma$  ist in dem Kork befestigt und trägt die aus Pappdeckel geschnittene Platte  $\alpha$ ; eine ebensolche Platte  $\beta$  ist an dem Drath  $\delta$  befestigt und lässt sich durch Drehung desselben dicht an  $\alpha$  anlegen oder von ihm abwenden (vergl. Fig.





Mehrere am 27. Juni 1864 Nachmittag zwischen 3 und 5 Uhr bei sehr hellem Sonnenschein vorgenommene Prüfungen zeigten, dass das durch die Kupferoxydammoniaklösung *A* hindurchgegangene Licht in ungefähr 5 Sekunden eine deutliche Bräunung des Papiers bewirkte, binnen 1 Minute wurde es tief braun; dagegen brachte das durch die gesättigte doppelt chromsaure Kalilösung einfallende, während 1 Minute keine wahrnehmbare Bräunung hervor und selbst nach 5 Minuten war diese so gering, dass sie der durch blaues Licht in 5 Sekunden bewirkten kaum gleich kam; in 10 Minuten war die Bräunung des Papiers im orangen Licht nahezu so stark, wie binnen 10 Sekunden im blauen.

Am 26. August, Vormittags 9—11 Uhr trat im blauen Licht (bei hellem Sonnenschein) binnen einer Minute das Maximum der Bräunung ein, während das orange Licht binnen 5 Minuten keine wahrnehmbare Färbung verursachte, erst nach 30 Minuten zeigte sich eine schwache Bräunung.

Am 26. September, Nachmittags 3—5 Uhr bei sehr hellem Sonnenschein zeigten mehrere Versuche im blauen Licht der Lösung *B* binnen  $\frac{1}{2}$  Minute eine Bräunung, die ungefähr ebenso stark war, wie binnen 5 Minuten im orangen, in letzterem war in 2 und 3 Minuten die Bräunung kaum zu bemerken. Die Wirkung des durch die blaue Lösung *B* gegangenen Lichtes war binnen 2 Minuten nahezu ebenso stark, wie im weissen Sonnenlicht in einer Minute.

Nicht minder gross war der Unterschied der Wirkung des orangen und blauen Lichtes auf das photographische Papier bei diffusem Tageslichte, wie die unter III. 1 beschriebenen Versuche zeigen.

Was endlich die Grösse der Apparate betrifft, so hatten die äusseren Cylinder *Ca* (in Fig. 3, 6, 7) ungefähr 40 cm Höhe<sup>1)</sup> und 9,5 cm Durchmesser im Lichten; die inneren Cylinder *Ci* wurden aus zahlreichen anderen der Art ausgesucht, dass sie sich mit ihrem 12—15 mm breit hervorstehenden Fuss (*f*) leicht in jene hinabsenken liessen. Der Cylinder *Ci* wurde in dem umgebenden durch gebogene in den Kork *K* eingeschobene Dräthe in seiner erforderlichen Lage festgehalten.

### III. Versuche.

#### 1. Chlorophyllbildung und Krümmung in blauem und orangem Lichte<sup>2)</sup>.

In je zwei Cylinder *Ci* (Fig. 2) wurde eine 5—6 cm hohe Sandschicht gebracht (*e*) und in diese die Samenkörner gelegt. Die Gefässe blieben dann

<sup>1)</sup> In der Zeichnung verkürzt.

<sup>2)</sup> Der Kürze wegen sei, gestattet, das durch die beiden farbigen Lösungen gegangene, gemischte Licht einfach als orange und blau zu bezeichnen.

in einem finstern Raum so lange bis die vergeilten Keimpflanzen für den Versuch hinreichend entwickelt waren; alsdann wurde auf jedem der Cylinder ein Kork *K* mit dem photographischen Papier befestigt und der eine in die orange, der andere in die blaue Flüssigkeit *A* gestellt. Die Apparate wurden von einem Nordfeuster aus beleuchtet, von dem sie um einige Fuss entfernt standen. Die Rückseite der äusseren Cylinder wurde mit schwarzem Papier belegt, um die Beleuchtung von hinten abzuhalten.

Ein Versuch mit *Triticum vulgare* (die gelben Blätter 5—8 cm lang) begann am 8. August 4 Uhr Nachmittag und wurde beendet am folgenden Tage um 12 Uhr; das Wetter war trüb und die Pflanzen erhielten nur diffuses Licht; Zimmertemperatur 20—24° C. Sowohl im orangen als im blauen Lichte waren die Weizenblätter schön grün geworden, ein Unterschied in der Sättigung des Grüns war nicht zu erkennen; das photographische Papier im orangen Lichte hatte eine hellgelbliche Färbung angenommen, die aber bei dem im Finstern aufbewahrten ebenso eingetreten war; dagegen hatten sich im blauen Lichte die exponirten Stellen des Papiers tief gebräunt, es war offenbar das Maximum der Veränderung, deren es fähig war.

Das orange und blaue Licht hatten also nahezu gleichmässig auf das Ergrünen der Blätter, aber sehr ungleich auf die Bräunung des Papiers gewirkt.

Genau in derselben Art wurde ein Versuch mit etiolirten Keimpflanzen von *Carthamus tinctorius* am 16. August um 11 Uhr Vormittag angefangen und am selben Tage 5 Uhr Abends beendet; auch diese Pflanzen erhielten nur diffuses Licht während des trüben Tages bei einer Lufttemperatur im Zimmer von 16—21° C. — Im orangen Lichte waren die vorher gelben Kotyledonen deutlich tiefer grün geworden als im blauen; umgekehrt verhielt sich das photographische Papier, im orangen Lichte zeigte es nicht die geringste Spur einer Bräunung, im blauen hatte es eine tiefschwarzbraune Färbung.

*Sinapis alba*; etiolirte Keimpflanze mit gelben Kotyledonen am 22. Aug. von 10 Uhr Vor- bis 5 Uhr Nachmittag bei trübem Himmel dem diffusen Lichte bei 16,3—17,5° C. ausgesetzt; die Kotyledonen waren in beiden Apparaten sattgrün geworden, das photographische Papier im orangen Lichte nicht merklich affizirt, im blauen tief schwarzbraun.

*Pisum sativum* und *Lupinus albus*. Keimpflanzen in Töpfen, im Finstern erwachsen, wurden sammt Wurzeln am 26. August 10 Uhr in die Cylinder gebracht, in denen sich etwas Wasser befand; bis 11 Uhr Vormittag des folgenden Tages standen die Apparate nahe dem Fenster, wo sie Morgens während kuzer Zeit von der Sonne getroffen wurden (Temp. = 14,5—16,5° C.). Die Kotyledonen von *Lupinus* und die Blätter von *Pisum* waren in beiden Apparaten gleichartig ergrünt, das photographische Papier im orangen Lichte leicht gebräunt, im blauen tief schwarzbraun.

*Zea Mais* in derselben Art behandelt: 27. August 11 Uhr Vormittag bis 28. August 10 Uhr Vormittag bei diffusem Lichte, 6 Fuss vom Fenster entfernt;  $14-18^{\circ}$  C. — Die Blätter nahmen in beiden Beleuchtungen denselben Grad grüner Färbung an, das empfindliche Papier im orangen Lichte war gelblich, im blauen tief schwarzbraun.

Diese Versuche zeigen, übereinstimmend mit denen von Gardner und Guillemain, dass sich in beiden Hälften des Sonnenspektrums Stahlen finden, welche das Ergrünen des Chlorophylls bewirken und sie liefern, direkter als jene, den Beweis, dass die Wirkung des Lichtes auf das Ergrünen der Pflanzen nicht proportional ist seiner Wirkung auf Chlorsilber, dass vielmehr solche Lichtstrahlen, welche das photographische Papier während gegebener Zeit nicht bräunen, ebenso energisch, wahrscheinlich energischer<sup>1)</sup> auf das Ergrünen wirken, als diejenigen, welche das Silbersalz kräftig angreifen.

Ganz anders ist das Verhältniss der heliotropischen Krümmung zu dem verschieden farbigen Lichte, was besonders bei *Sinapis* und *Carthamus* hervortrat: im orangen Lichte blieben die Stengel völlig grade, wie im Finstern, im blauen krümmten sie sich in Bogen von  $60-80^{\circ}$  konkav nach dem Fenster hin. Diese Thatsache, die ich schon früher (s. unten) kennen gelernt habe, stimmt nicht genau mit den Angaben Gardner's und Guillemain's, da nach diesen auch in dem Gemisch von rothen, orangen und gelben Strahlen eine, wenn auch geringere Krümmung hätte eintreten müssen. Diese Differenz dürfte wesentlich auf die Verschiedenheit der Beobachtungsmethode beruhen, die von Zantedeschi lässt sich mit der meinigen eher vergleichen, er fand, wie oben angegeben, dass hinter rothem, orangem und gelbem Glas die Krümmung unterbleibt.

## 2. Entfärbung alkoholischer Chlorophylllösung in orangem und blauem Lichte.

Aus den Blättern von *Secale cereale* und *Spinacia oleracea*, welche Ende April im Freien gesammelt wurden, bereitete ich zwei alkoholische Chlorophylllösungen<sup>2)</sup>; drei farblose Glaszylinder (Fig. 4) wurden neben einander in das Sonnenlicht gestellt, der eine mit Wasser, der zweite mit gesättigter Lösung von doppelt chromsaurem Kali, der dritte mit einer Lösung von Kupferoxydammoniak (welche heller war als die Lösung A) zu etwa  $\frac{3}{4}$  gefüllt. Die Chlorophylllösung in den drei Probirröhren *f* (Fig. 5) war bei jedem Versuch dieselbe; mittelst des Drathes *d* war der Kork der letzteren an den Kork *k* befestigt, so dass *f* die Mitte des Cylinders einnahm; das Niveau der Flüssig-

1) Vergl. den Versuch mit *Carthamus* mit den Angaben Guillemain's.

2) Die frischen Blätter wurden zunächst dreimal mit Brunnenwasser ausgekocht, dann mit der Hand kräftig ausgedrückt und endlich mit absolutem Alkohol übergossen; die Lösungen waren sehr dunkelgrün.



keit stand so hoch, dass nur das durch dieselbe hindurchgegangene Licht zur Chlorophylllösung gelangen konnte.

Ein Versuch am 4. Mai (mit Roggenchlorophyll) begann um 8 Uhr Morgens bei hellem Sonnenschein. Schon um 9 Uhr waren die grünen Lösungen, welche von dem farblosen und dem orangen Lichte getroffen wurden, fast gelb, die im blauen Lichte dagegen noch nicht merklich verändert. Nach 3 Stunden waren die ersteren vollständig entfärbt (gelb), die im blauen Lichte kaum merklich verändert. Bei diesem Versuche war die Dicke der umgebenden Flüssigkeitsschicht nahe = 2 cm. Am 5. Mai wurde der Versuch mit der Abänderung wiederholt, dass die umgebende Flüssigkeit nur 1 cm dick genommen und die Kupferammoniaklösung mit ihrem gleichen Volumen Wasser verdünnt wurde. Um 8 Uhr Morgens dem hellen Sonnenschein ausgesetzt, waren die Chlorophylllösungen im farblosen und orangen Lichte schon nach  $\frac{1}{2}$  Stunde nicht mehr grün, die im blauen unverändert, um  $9\frac{1}{4}$  Uhr war sie merklich fahl; nach  $2\frac{1}{4}$  Stunden waren alle drei hellgelb geworden.

Am 14. Mai wurde ein ähnlicher Versuch mit dem alkoholischen Extrakt der Spinatblätter gemacht; um 10 Uhr dem Sonnenlicht ausgesetzt, waren nach  $\frac{3}{4}$  Stunden die Proben im weissen und orangen Lichte entfärbt, die im blauen fast unverändert; selbst nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden war letztere noch nicht so weit entfärbt, wie jene binnen  $\frac{3}{4}$  Stunden.

Um die Wirkung des farbigen Lichtes auf die Entfärbung der Chlorophylllösung mit seinem Einfluss auf das photographische Papier zu vergleichen, wurde am 28. August Morgens zwischen 10 und 12 Uhr folgender Versuch gemacht. Als Chlorophylllösung wurde ein auf die angegebene Art dargestelltes sehr dunkelgrünes Extrakt von jungen Weizenblättern benutzt. Es wurden damit drei kleine Glasröhrchen von ungefähr 1 cm Inhalt und drei mittelgrosse Probirgläser gefüllt und mit Korken verschlossen. Je ein kleines und ein grosses Rohr brachte ich in einen Cylinder *C* (Fig. 10), wo gleichzeitig frisches photographisches Papier zwischen den Platten befestigt wurde; die Zusammenstellung der beiden Apparate mit oranger und blauer Flüssigkeit (Lösung *A*) war die oben beschriebene. Die zwei noch übrigen Chlorophyll enthaltenden Röhren wurden dem Sonnenlichte unmittelbar ausgesetzt. Nach 2 Stunden war die Chlorophylllösung der kleinen Röhrchen im weissen und orangen Licht in gleichem Grade entfärbt, hellgelb, in den grösseren begann sie fahl zu werden; in dem blauen Lichte hatte die grüne Lösung auch im kleinen Röhrchen noch keine merkliche Alteration erlitten. Ganz

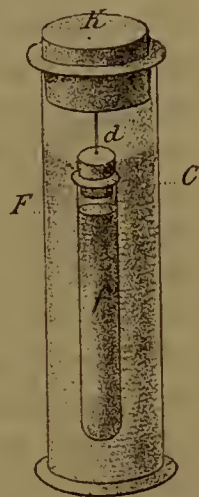


Fig. 12.

Ein mit Chlorophylllösung *F* gefüllter Cylinder *C*, in welchem ein Probirröhrchen *F'* am Kork *K* hängt; letzteres ebenfalls mit Chlorophyllalkohol gefüllt.

entgegengesetzt verhielten sich die photographischen Papiere, im orangen Lichte war binnen 2 Stunden die exponirte Fläche mässig braun geworden, im blauen Lichte dagegen hatte sich das Papier schon nach 1 Stunde tief schwarzbraun gefärbt, ein zweites nun eingefügtes erlitt in der zweiten Stunde dieselbe Veränderung.

Aus diesen Versuchen folgt, dass auch die Entfärbung der alkoholischen Chlorophylllösung nicht proportional ist der Wirkung des Lichtes auf Chlorsilber, dass nicht die sogenannten chemischen, sondern die hellleuchtenden Strahlen dabei die thätigsten sind. Nach John F. W. Herschel<sup>1)</sup>, der mit Blütenfarben bestrichene Papiere dem Sonnenspektrum aussetzte, soll die entfärbende Wirkung nur auf die leuchtenden Strahlen beschränkt sein, sie soll sich nicht bis zum äussersten Roth erstrecken und im „chemischen“ Theil des Spektrums aufhören. Dabei sollen verschiedene Theile des sichtbaren Spektrums auf verschiedene Pflanzenfarben ungleich wirken, gelborange Blumenfarben würden durch die blauen Strahlen, blaue dagegen durch rothe, gelbe, orange Strahlen am kräftigsten zerstört. Da bei der Entfärbung der Chlorophylllösung wahrscheinlich ein blauer Bestandtheil zerstört wird und ein gelber zurückbleibt, so würde Herschel's Ansicht auch auf meine Versuche passen. (??)

### 3. Gasabscheidung aus grünen Pflanzentheilen im orangen und blauen Lichte.

Ich habe mich darauf beschränkt, die Geschwindigkeit der Gasabscheidung unter orangem und blauem Lichte mit der in weissem zu vergleichen. Die Aufsammlung des Gases zum Zweck eudiometrischer Analysen erschien bei den mir zu Gebote stehenden Mitteln unthunlich, und da die Gasabscheidung an sich, ohne Rücksicht auf die Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases, eine Funktion des Lichtes ist, so kann die Frage vorläufig auch in dieser einfacheren Form behandelt werden.

Wenn man eine Wasserpflanze, wie *Potamogeton* oder *Ceratophyllum* in kohlensaurem Wasser liegend bei klarem Himmel dem Sonnenlicht ausgesetzt, nachdem man am Stengel einen frischen Querschnitt gemacht hat, so treten aus den Luftkanälen Gasblasen hervor; häufig sind dieselben sehr klein und dann treten sie in rascher Folge aus, so dass sie bei dem Aufsteigen im Wasser eine Perlenschnur zu bilden scheinen, in welcher die einzelnen Bläschen gleichweit von einander abstehen, also in gleichen Intervallen ausgestossen worden sind; oder die Blasen treten mit grösserem Volumen aus dem Querschnitt und dann viel langsamer, ein Unterschied, der wesentlich von der Form des Querschnittes abzuhängen scheint. Es ist leicht zu bemerken.

<sup>1)</sup> Froriep's Notizen 1842, Bd. XXIII. No. 19. und botan. Zeitg. 1843, p. 172.

dass auch im letzten Falle die Zeiträume, welche zwischen dem Austritt je zweier Blasen liegen, nur langsam sich ändern, so lange die sonstigen Verhältnisse gleich bleiben. Durch die Wahl des Zweiges und wiederholtes Abschneiden des Stammendes gelingt es, die Grösse und Geschwindigkeit der austretenden Blasen innerhalb gewisser Grenzen so zu reguliren, dass man mit Bequemlichkeit die Blasen zählen kann, worauf die von mir gewählte Beobachtungsmethode beruht: um den Einfluss des farbigen Lichtes auf die Gasabscheidung zu ermitteln, zähle ich nämlich die austretenden Blasen abwechselnd im weissen und orangen oder abwechselnd im weissen und blauen Lichte. Unter den gegebenen Umständen schien mir dieser Weg nicht nur fördernder, sondern auch mit weniger Fehlerquellen behaftet als die Volumenbestimmung des ausgeschiedenen Gases. Wenn bei letzterer die unvermeidlichen Beobachtungsfehler den zu beobachtenden Einfluss nicht verdecken sollen, so muss man grössere Gasvolumina (mindestens einige ccm) sammeln, dazu ist aber bei einer in den Apparat passenden Pflanze immer längere Zeit erforderlich, während dieser Zeit ändert sich der Stand der Sonne erheblich, nicht selten auch die Durchsichtigkeit der Atmosphäre, also die Intensität des einfallenden Lichtes. Die Beobachtungen sind aber nur dann wirklich vergleichbar, wenn sie an derselben Pflanze unmittelbar nach einander gemacht werden, denn es gelingt nicht, zwei gleiche Pflanzen, welche gleiche Gas-mengen in derselben Zeit abscheiden, zu gewinnen; die verschiedene Gestalt und Lage der Theile zweier Pflanzen bedingt, dass das Licht sie unter verschiedenen Winkeln trifft, was nothwendig auf die Thätigkeit der Pflanze einwirken muss. Ich habe daher die zu vergleichenden Beobachtungen einer Versuchsreihe immer an derselben Pflanze ausgeführt, und die Lage derselben im Apparat und gegen die Lichtquelle so konstant als möglich erhalten; die Beobachtungszeiten waren so kurz, dass die Beleuchtung bei klarem Himmel nur unerheblich während derselben wechseln konnte und sobald eine merkliche Störung der Durchsichtigkeit der Luft eintrat, oder wenn gar Wolken aufzogen, wurde alsbald die weitere Beobachtung aufgegeben; wenn es sein musste, die Beobachtungsreihe ganz verworfen. Während der Beobachtungsreihe änderte sich der Kohlensäuregehalt und die Temperatur des Wassers, was die Gasabscheidung bald beschleunigt, bald verzögert; diese Aenderungen werden dadurch auf die Beobachtungen im weissen und farbigen Licht vertheilt, dass man während kurzer Zeiten abwechselnd das weisse und farbige Licht einwirken lässt und aus einer längeren Reihe das Mittel zieht. Bei dem Aufsammeln des Gases für die Volumenmessung machen sich diese Uebelstände ebenso geltend, ohne dass man im Stande ist, durch raschen Wechsel der Beleuchtung ihren Einfluss auf die beiden Beobachtungsreihen zu vertheilen; auch würden sich in diesem Falle die Absorptionsverhältnisse der verschiedenen Gase (der Kohlensäure, des Sauerstoffes, des Stickstoffes) in einer schwer zu beseitigenden Art bemerklich machen. Wenn



demnach das Blasen zählen als eine strenge Messung nicht bezeichnet werden kann, so bietet es doch für den vorliegenden Zweck weniger Fehlerquellen als die volumetrische Bestimmung; die so gewonnenen Zahlen stimmen unter einander weit besser als die von Daubeny angegebenen Volumbestimmungen. Die Grösse der während kürzerer Zeiträume ausgeschiedenen Gasblasen ist, so weit das Augenmass reicht, eine sehr konstante und somit muss das in einer gegebenen kürzeren Zeit austretende Gasvolumen der Blasen zahl nahezu proportional sein.

Das Verfahren wurde nun in folgender Art gehandhabt: der innere Cylinder *Ci* Fig. 9 wurde ungefähr zur Hälfte mit Brunnenwasser (500 bis 600 ccm) gefüllt, ein frisch abgeschnittener Zweig der Wasserpflanze hinein gelegt, so dass der Stammquerschnitt deutlich zu sehen war und durch die Stemmung an den Wänden der Zweig hinreichend fest lag. Sodann wurde Kohlensäure (aus Marmor durch reine Schwefelsäure entwickelt und durch eine Waschflasche tretend) in das Wasser eingeleitet. Sollte während der ganzen Beobachtungsreihe Kohlensäure einströmen, so wurde der Kork *k* in Fig. 9 mit dem Zu- und Ableitungsrohr (*z* und *a*) und dem Thermometer *t* aufgesetzt<sup>1)</sup>; wenn dagegen gleichzeitig mit der Gasabscheidung die Wirkung des Lichtes auf photographisches Papier zu prüfen war, so wurde der Kork in Fig. 11 angewendet.

Zur Beobachtung der Zeit bei dem Blasen zählen hatte ich anfangs kein anderes Mittel, als meine Taschenuhr. Der Minutenzeiger wurde auf einen bestimmten Strich eingestellt, das Zählen angefangen und sobald der Zeiger einen bestimmten folgenden Strich erreicht hatte, die Blasen zahl notirt. Um etwaige Ungleichheiten in der Theilung unschädlich zu machen, wurde bei den Beobachtungen einer Reihe der Zeiger immer wieder auf denselben Anfangspunkt zurückgeführt. Ein Uebelstand, der sich hierbei geltend machte, ist der, dass man bei dem Zählen der Blasen auch den Zeiger beobachten muss; es lässt sich ausführen, wenn man die Uhr so hält, dass man durch eine sehr geringe und momentane Wendung des Auges den Zeiger deutlich erkennt, während man nur solche Zweige zur Beobachtung wählt, wo die Blasen langsam austreten. Dass derartig gemachte Beobachtungen nicht zu verwerfen sind, zeigten die späteren Zählungen, bei denen ich eine Uhr mit zwei springenden Sekundenzeigern benutzte; einer der letzteren kann durch einen Druck arretirt werden, so dass man am Ende einer Zählung nur rechtzeitig zu drücken braucht, um dann die abgelaufene Zeit bequem zu finden.

Nachdem der Cylinder *Ci* in angegebener Art vorbereitet war, wurde

---

1) Die beiden Kautschukröhren *z* und *a* verdunkeln zugleich die durch den Kork gehenden Glasröhren, das Thermometer lässt 0,2° C. gut ablesen und trägt oben eine dunkle Kappe.

er zunächst an das offene Fenster in den Sonnenschein gestellt, eine Zählung der Blasen im weissen Lichte gemacht und notirt; darauf wurde er in den bereit gehaltenen Cylinder *Ca* in die farbige Flüssigkeit gestellt und nach einiger Zeit abermals die Blasen gezählt. Sodann wurde der innere Cylinder wieder herausgehoben, sorgfältig abgewischt, und nun am weissen Lichte eine dritte Zählung gemacht, eine vierte wurde nach abermaligem Einsetzen in die farbige Flüssigkeit vorgenommen u. s. f. Dabei achtete ich darauf, die Exposition der Pflanze gegen das einfallende Licht möglichst gleich zu erhalten. Nach dem Einsetzen in die farbige Flüssigkeit und nach dem Herausnehmen aus derselben liess ich mindestens eine Minute vergehen, bevor ich die neue Zählung anfang, eine Zeit, welche hinreicht, um die Nachwirkung der vorhergehenden Beleuchtung zu beseitigen.

a) Abwechselnd weisses und blaues (durch Lösung *A* gegangenes) Licht.

*Potamogeton compressus*.

Am 6. Mai 1864 zwischen 10 und 11 Uhr Vormittag.

Licht.	Blasenzahl in 1 Minute
weiss	12
blau	2
weiss	12
blau	3

Mittel  $\left\{ \begin{array}{ll} \text{weiss} & 12 \\ \text{blau} & 2,5 \end{array} \right\}$  Blasen pro Minute.

Wirkung des weissen und blauen Lichtes = 100 : 20,8.

Acht Zählungen am Morgen des vorhergehenden Tages ergaben bei viel raseherer Blasenfolge das Verhältniss 100 : 31,4.

Bei dem folgenden Versuch mit *Potamogeton compressus*, der am 16. Mai zwischen 9 und 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr ausgeführt wurde, trat beständig, doch langsam Kohlensäure durch das Wasser, in dem die Pflanze lag, diese blieb hier längere Zeit derselben Beleuchtung ausgesetzt und am Ende jeder Zählung wurde die Temperatur des Wassers notirt.

	Licht.	Blasenzahl in 1 Min.	Temp. C.
	im weissen	45	28,6 <sup>0</sup>
nach 1 Min.	im blauen	13	27,4 <sup>0</sup>
„ 10	„ „	18	25,6 <sup>0</sup>
„ 20	„ „	20	26,4 <sup>0</sup>
„ 25	„ „	23	27,0 <sup>0</sup>
„ 1	„ weissen	55	28 <sup>0</sup>
„ 10	„ „	69	29,8 <sup>0</sup>
„ 20	„ „	69	31,0 <sup>0</sup>
„ 25	„ „	70	31,8 <sup>0</sup>

	Licht.	Blasenzahl in 1 Min.	Temp. C.
nach 1 Min. im blauen		14	31,4 <sup>0</sup>
„ 10 „ „ „		18	31,4 <sup>0</sup>
„ 20 „ „ „		22	32,0 <sup>0</sup>
„ 25 „ „ „		25	32,2 <sup>0</sup>
<hr/>			
Mittel {	im weissen Lichte = 61,6	} Blasen pro Minute.	
	„ . blauen „ = 19		

Wirkung des weissen und blauen Lichtes = 100 : 31.

b) Abwechselnd weisses und oranges Licht.

*Ceratophyllum demersum.*

Am 29. April 1864 zwischen 4 und 5 Uhr Nachmittag.

Licht	Blasen in 1 Min.
weiss	14
orange	17
weiss	17
orange	20
weiss	21
orange	21
weiss	22
orange	23
weiss	25
orange	22
<hr/>	
Mittel {	weiss = 19,8
	orange = 20,6
}	Blasen pro Minute.

Wenn bei dieser, wie bei einigen anderen Beobachtungsreihen die mittlere Blasenzahl im orangen Lichte sogar etwas grösser erscheint als im weissen, so muss dies aus dem Gange der Beobachtung doch zunächst nur so gedeutet werden, dass die Differenz überhaupt eine so geringe ist, dass die Beobachtungsfehler im Stande sind, sie zu verdecken. Ein richtigeres Urtheil gewinnt man in diesem Falle, wenn man beachtet, wie die Zahlen sich stetig, ohne Rücksicht auf die Beleuchtungsart, ändern. In anderen Beobachtungsreihen trat übrigens eine kleine Verminderung im orangen Lichte auf; so zeigt dieselbe Pflanze am Vormittag desselben Tages im Mittel aus 8 Zählungen für 1 Minute im Weiss 45,8, im Orange 40,2 Blasen.

*Potamogeton compressus.*

Am 6. Mai 1864 zwischen 10 und 11 Uhr.

Licht	Blasenzahl in 1 Min.
weiss	17
orange	16



Licht.	Blasenzahl in 1 Min.
weiss	15
orange	14
weiss	14
orange	14
weiss	13
orange	13

Mittel  $\left\{ \begin{array}{l} \text{weiss} = 14,7 \\ \text{orange} = 14,2 \end{array} \right\}$  Blasen pro Minute.

Der folgende Versuch mit *Potamogeton compressus* wurde unmittelbar nach dem 2. unter *a* aufgeführten Versuch gemacht und in derselben Art mit derselben Pflanze durchgeführt; auch hier wurde beständig Kohlensäure eingeleitet; 16. Mai 1864 von 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—12 Uhr.

	Licht.	Blasenzahl in 1 Min.	Temp. C.
nach 1 Min.	im weissen	95	33 <sup>0</sup>
„ 10	„ „ „	85	34 <sup>0</sup>
„ 20	„ „ „	98	35 <sup>0</sup>
„ 1	„ „ orangen	81	34,2 <sup>0 1)</sup>
„ 15	„ „ „	100	30,2 <sup>0</sup>
„ 20	„ „ „	100	30,6 <sup>0</sup>
„ 1	„ „ weissen	80	31,4 <sup>0</sup>
„ 10	„ „ „	71	33,0 <sup>0</sup>
„ 5	„ „ orangen	64	

Mittel  $\left\{ \begin{array}{l} \text{im weissen} = 85,8 \\ \text{im orangen} = 86,2 \end{array} \right\}$  Blasen pro Minute.

Die unter *a* und *b* aufgeführten Beobachtungen zeigen, dass das orange Licht, welches durch eine gesättigte Lösung von doppelt chromsaurem Kali fällt, nahezu eben so günstig auf die Gasabscheidung wirkt, wie das direkte weisse Sonnenlicht, dass dagegen das blaue durch Lösung *A* gegangene nur <sup>2</sup>/<sub>10</sub> bis <sup>3</sup>/<sub>10</sub> von der Wirkung des weissen Lichtes behält.

Das Ergebniss, dass das orange Licht, dessen chemische Wirkung auf photographisches Papier in so hohem Grade geschwächt ist, dennoch den chemischen Prozess der Gasabscheidung aus der Pflanze fast ebenso sehr begünstigt wie das weisse, volle Sonnenlicht, ist ein so überraschendes, dass mir eine weitere Prüfung mit einer bequemerer Uhr rätlich erschien. Bei allen hier folgenden Beobachtungen wurde die erwähnte Uhr mit zweifachem springendem Sekundenzeiger benutzt. — Die ersten Beobachtungen werden durch diese späteren insofern bestätigt, als sich auch hier nur ein unbe-

1) Die Abnahme der Temperatur rührt hier wie bei dem entsprechenden Versuch unter *a* daher, dass die farbige Flüssigkeit vorher im Schatten gestanden hatte und daher das Wasser im inneren Cylinder abkühlte.

deutender Unterschied im orangen und weissen Lichte geltend macht, die neuen Beobachtungen zeigen aber sämmtlich, dass im orangen Lichte, wie zu erwarten war, die Blasenbildung konstant ein wenig langsamer wird.

### *Ceratophyllum demersum.*

Am 25. Septbr. 1864 zwischen 9 und 11 Uhr; es wurde beständig Kohlensäure in das Wasser eingeleitet. Bei diesem Versuch wurde nicht die Zahl der Blasen binnen gegebener Zeit bestimmt, sondern jedesmal 5 Blasen gezählt und die verflossene Zeit beobachtet. Die Beobachtung fing jedesmal damit an, dass im Augenblicke, wo eben eine Blase austrat, der Zeiger arretirt und die Anfangszeit beobachtet wurde; die Zählung bis 5 Blasen wurde fortgesetzt, und in dem Moment, wo die 5. Blase sich ablöste, der Zeiger abermals angehalten; es liess sich jetzt leicht die für 5 Blasen nöthige Zeit ablesen.

			5 Blasen treten aus	Temp. C.
Licht.			in der Zeit von:	
I. orange			33 Sek.	20,3 <sup>0</sup>
1 Min. später	„	„	37 „	
2 „ „	„	„	34 „	
3 „ „	„	„	32 „	20,4 <sup>0</sup>

Mittlere Zeit für 5 Blasen = 34 Sek.

II. weiss			34 Sek.	21 <sup>0</sup>
1 Min. später	„	„	32 „	
2 „ „	„	„	32 „	
3 „ „	„	„	31 „	
4 „ „	„	„	32 „	21,8 <sup>0</sup>

Mittlere Zeit für 5 Blasen = 32,2 Sek.

			5 Blasen treten aus	Temp. C.
Licht.			in der Zeit von:	
III. orange			33 Sek.	21,8 <sup>0</sup>
1 Min. später	„	„	32 „	
2 „ „	„	„	32 „	
3 „ „	„	„	31 „	
4 „ „	„	„	31 „	
5 „ „	„	„	31 „	
6 „ „	„	„	30 „	22,3 <sup>0</sup>

Mittlere Zeit für 5 Blasen = 31,4 Sek.

Nimmt man nun das Mittel von I und III, nämlich  $\frac{34 + 31,4}{2} =$

32,7 Sek., so ist es dem Mittel von II, nämlich 32,2 Sek. beinahe gleich. Unmittelbar anschliessend wurden folgende Beobachtungen gemacht:

			5 Blasen treten aus	
			in der Zeit von:	Temp. C.
Licht.			30 Sek.	22,6 <sup>0</sup>
IV. weiss				
1	Min. später	„	29 „	
2	„	„	27 „	
3	„	„	28 „	
4	„	„	27 „	
5	„	„	28 „	
6	„	„	28 „	23,2 <sup>0</sup>

Mittlere Zeit für 5 Blasen = 28,1 Sek.

			27 Sek.	23,4 <sup>0</sup>
V. orange				
3	Min. später	„	29 „	
4	„	„	28 „	
5	„	„	26 „	
6	„	„	25 „	
7	„	„	25 „	24 <sup>0</sup>

Mittlere Zeit für 5 Blasen = 26,6 Sek.

Nimmt man abermals das Mittel aus III und V, nämlich  $\frac{31,4 + 26,6}{2}$

= 29 Sek., so ist dies von der mittleren Zahl in IV, nämlich 28,1 Sek. nur wenig verschieden.

Am 26. Septbr. Vormittag 9—10 Uhr.

Licht.	Zeit für 5 Blasen	Temp. C.
I. weiss	15 Sek.	21,8 <sup>0</sup>
	14 „	
	14 „	
Mittel = 14,3 Sek.		
II. orange	15 Sek.	22 <sup>0</sup>
	14 „	
	14 „	
Mittel = 14,3 Sek.		
III. weiss	13 Sek.	22,2 <sup>0</sup>
	13 „	
	13 „	
	14 „	
Mittel = 13,2 Sek.		
IV. orange	16 Sek.	22,6 <sup>0</sup>
	15 „	
	14 „	
	15 „	
Mittel = 15 Sek.		



Licht.	Zeit für 5 Blasen	Temp. C.
V. weiss	14 Sek.	22,6°
	13 „	
	14 „	

Mittel = 13,7 Sek.

Das Mittel von I und III, nämlich  $\frac{14,3 + 13,2}{2} = 13,7$  Sek. ist wenig kleiner als der Werth 14,3 in II; etwas grösser ist der Unterschied, wenn man das Mittel von III und V mit dem Werthe IV vergleicht. In beiden Beobachtungsreihen ist konstant die mittlere Dauer für je fünf Blasen wenig grösser im orangen als im weissen Lichte.

### *Ceratophyllum demersum.*

Am 26. Septbr. 10<sup>1/2</sup>—11 Uhr. Es wurde hier wieder die Zahl der Blasen, welche während einer Minute austreten, bestimmt; bei der langsamen Blasenbildung lässt sich der springende Sekundenzeiger sehr gut verfolgen, während man zählt; nach jeder Zählung wurde eine Minute gewartet.

Licht.	Blasen in 1 Min.	Temp. C.
orange	23	
	23	27,2°
weiss	23	
	24	27,4°
orange	20	
	20	27°
weiss	22	
	23	27,4°
orange	21	
	20	27,6°
weiss	23	
	23	27,8°
orange	20	
	21	27,6°

Mittel  $\left\{ \begin{array}{l} \text{weiss} = 23 \\ \text{orange} = 21 \end{array} \right\}$  Blasen pro Minute.

Die Blasenbildung war also etwas langsamer im orangen als im weissen Licht.

Die beiden folgenden ebenfalls an *Ceratophyllum* ausgeführten Beobachtungsreihen unterscheiden sich von den früheren dadurch, dass hier das weisse Licht nicht unmittelbar in den Cylinder *C i* eintrat, sondern durch eine der farbigen Flüssigkeit an Dicke nahezu gleichkommende Schicht

von Wasser und durch die Wand des dasselbe enthaltenden Cylinders hindurchgehen musste; der Cylinder *Ci* wurde abwechselnd in das Wasser und in die orange Lösung eingestellt; auch hier wurde beständig Kohlensäure eingeleitet.

27. September 9—10 Uhr Vormittag.

Licht.	Blasenzahl in 1 Min.	Temp. C.
weiss	48	20,6 <sup>0</sup>
orange	35	20,7 <sup>0</sup>
weiss	45	21,2 <sup>0</sup>
orange	48	21,4 <sup>0</sup>
weiss	52	21,8 <sup>0</sup>
orange	49	21,8 <sup>0</sup>

Mittel  $\left\{ \begin{array}{l} \text{weiss} = 48,3 \\ \text{orange} = 44 \end{array} \right\}$  Blasen pro Minute.

Bei der folgenden Beobachtungsreihe wurde wieder in der oben genannten Art eine bestimmte Blasenzahl (10) abgezählt und die dabei verflossene Zeit beobachtet; auch hier ging das weisse Licht erst durch eine Wasserschicht.

Licht.	10 Blasen binnen:	Temp. C.
weiss	24 Sek.	22,4 <sup>0</sup>
	24 „	
	22 „	
orange	24 Sek.	22,6 <sup>0</sup>
	24 „	
	24 „	
weiss	25 Sek.	23,2 <sup>0</sup>
	25 „	
	25 „	
orange	26 Sek.	23,4 <sup>0</sup>
	26 „	
	24 „	
weiss	26 Sek.	24 <sup>0</sup>
	28 „	
	30 „	
orange	29 Sek.	24,4 <sup>0</sup>
	29 „	
	29 „	
weiss	27 Sek.	25 <sup>0</sup>
	25 „	
	29 „	

Mittlere Zeit für 10 Blasen  $\left\{ \begin{array}{l} \text{weiss} = 25 \text{ Sekunden.} \\ \text{orange} = 26,1 \text{ „} \end{array} \right.$

Nach all diesen übereinstimmenden Beobachtungen darf man wohl nicht zweifeln, dass die Gasabscheidung im orangen Lichte etwas langsamer stattfindet als im weissen, dass aber der Unterschied ein sehr unbedeutender ist, wenn man damit die grosse Differenz zwischen blauem und weissem Lichte vergleicht.

e) Versuche mit der dunkelblauen Lösung B.

Die Lösung A, welche zu den unter *a* beschriebenen Versuchen diente, liess, wie im Abschnitt II gezeigt wurde, ausser den blauen und violetten Strahlen auch noch Grün, Gelb, Orange und Roth durchtreten; es entstand nun die Frage, wie sich die Gasabscheidung verhalten werde, wenn man die blaue Lösung so verdunkelt, dass sie in der angewendeten Dicke keine rothen, orangen und gelben Strahlen mehr hindurchlässt. Diese Eigenschaft besitzt die oben unter der Bezeichnung *B* charakterisirte Kupferoxydammoniaklösung.

Die Vermuthung, dass hier gar keine Gasabscheidung stattfinden würde, bestätigte sich nur zum Theil; in einzelnen Fällen trat binnen 10 Minuten keine Blase aus dem Stammquerschnitt hervor, in anderen Fällen dagegen kamen sie, wenn auch sehr langsam (nach  $\frac{1}{2}$ —2 Minuten), doch regelmässig. Die Ursache dieser Verschiedenheit scheint in der Durchsichtigkeit der Atmosphäre, also in der Intensität des Sonnenlichts bei den Beobachtungen zu liegen. Die blaue Lösung noch dunkler zu machen und so eine Beleuchtung herzustellen, die vielleicht gar keine Gasabscheidung mehr bewirkte, war unausführbar bei meinem Verfahren, denn schon bei der Lösung *B* war die Helligkeit so gering, dass man die austretenden Blasen nur mit gespannter Aufmerksamkeit erkennen konnte.

Beiden hier folgenden Beobachtungen wurde beständig Kohlensäure durchgeleitet und die Zeit an der Uhr mit springendem Sekundenzeiger beobachtet. Die Pflanze war immer *Ceratophyllum demersum*.

Am 26. September 1864 von 10—11 Vormittag.

Licht.	Zeit für 5 Blasen.	Temp. C.
weiss	14 Sek.	23,6°
1 Min. später	13 „	
2 „ „	14 „	
Mittel = 13,7 Sek.		
blau B	70 Sek.	
1 Min. später	62 „	
2 „ „	60 „	
3 „ „	55 „	26,4°
Mittel = 61,8 Sek.		



Licht.	Zeit für 5 Blasen.	Temp. C.
weiss	16 Sek.	
1 Min. später	13 „	
2 „ „	12 „	
3 „ „	12 „	26,8°

Mittel = 13,2 Sek.

blau B	69 Sek.	
	80 „	
	84 „	27,4°

Mittel = 78,7 Sek.

weiss	14 Sek.
	12 „
	12 „
	11 „

Mittel = 12,2 Sek.

Für 5 Blasen waren also im Mittel nöthig:  
 im weissen Licht 13 Sekunden,  
 im blauen „ 70 „

In dem blauen Licht erforderten 5 Blasen also 5,4mal so viel Zeit als im weissen, man kann demnach die Wirkung des weissen Lichts als 5,4mal so energisch als die des blauen betrachten.

An demselben Tage zwischen 11 und 12 Uhr wurden folgende Beobachtungen gemacht:

Im weissen Licht 19 Blasen in 1 Minute bei 28° C.

im blauen Licht (B) keine Blase in 5 Min.

im weissen Licht 17 Blasen in 1 Min. bei 30,8° C.

Nach dem Herausstellen des inneren Cylinders (C i) aus der Lösung B an das Sonnenlicht dauerte es mehr als eine Minute, bevor die erste Blase zum Vorschein kam.

Am 27. Septbr. nach 11 Uhr:

Im blauen Licht (B) keine Blase in den ersten 5 Minuten

10 Min. später 1 Blase in 34 Sek.

11 „ „ 1 „ „ 36 „

12 „ „ 1 „ „ 34 „ bei 23,6° C.

Im weissen Licht nach 1 Min. die erste Blase.

2 Min. später 10 Blasen in 45 Sek.

3 „ „ 10 „ „ 35 „

4 „ „ 10 „ „ 33 „ 24° C.

Im blauen Licht (B) 1 Blase in 32 Sek.

1 Minute später 1 Blase in 34 Sek.

Hier war also die Zeit zur Bildung einer Blase im blauen Licht ungefähr 10 mal so lang als im weissen. Die drei vorstehenden Beobachtungsreihen geben zwar sehr verschiedene Zahlenverhältnisse, sie zeigen aber deutlich, dass der Unterschied in der Wirkung des dunkelblauen Lichtes (*B*) und des weissen ein sehr grosser und weit grösser ist als bei der heller blauen Lösung *A*. Bei meinen ersten Beobachtungen an *Ceratophyllum* im April 1864 benutzte ich eine blaue Lösung, welche noch heller war als die mit *A* bezeichnete und dem entsprechend war auch die Blasenbildung energischer: Die Blasen Zahl im weissen Licht für 1 Minute = 100 gesetzt, betrug sie in dem hellblauen in einem Falle 53,8 in einem zweiten 63, in einem dritten 61,3, in einem vierten 57.

d) Die Wirkung des farbigen Lichts auf Gasabscheidung verglichen mit der auf das photographische Papier.

Bei diesen Versuchen wurde das die Pflanze umgebende Wasser zunächst kohlensäuer gemacht und dann auf den Cylinder *Ci* der Kork *K* in Fig. 11 mit dem photographischen Papier in einem hinreichend verdunkelten Raume aufgesetzt. Der Cylinder *Ci* selbst wurde in die Flüssigkeit des grösseren hinabgelassen und endlich der vollständig vorbereitete Apparat an das offene Fenster gestellt und dem Sonnenlicht ausgesetzt. Hier wurde durch Drehung der Deckplatte das Papier exponirt, die Zeit beobachtet, die Zählung der Blasen angefangen, nach bestimmter Zeit die Deckplatte zuge dreht, die Blasen Zahl und Zeit notirt und endlich der Apparat im Dunkeln auseinander genommen, um das photographische Papier zu sehen.

*Ceratophyllum demersum*.

Am 19. August 1864 von 9—12 Uhr Vormittag.

Im weissen Licht 36 Blasen in 1 Minute;

im orangen Licht 38 Blasen in 1 Minute, das photogr. Papier war unverändert geblieben;

im weissen Licht 40 Blasen in 1 Minute.

Mittlere Blasen Zahl im weissen Licht  $\frac{36+40}{2} = 38$ ; demnach war die

Wirkung des orangen Lichts der des weissen bezüglich der Gasabscheidung gleich, während die chemische Wirkung auf das photographische Papier in derselben Zeit unmerklich blieb. Dasselbe Papier wurde, dem Sonnenlicht wenige Sekunden ausgesetzt, entschieden gebräunt.

Ferner: Im weissen Licht 106 Blasen in 3 Minuten;

im orangen Licht 96 Blasen in 3 Min., das Papier blieb unverändert;

im weissen Licht 83 Blasen in 3 Min.

Mittlere Blasen Zahl im weissen Licht  $= \frac{106+83}{2} = 94,5$ . Auch hier

war die Blasen Zahl im orangen Lichte der im weissen beinahe gleich, während die Wirkung auf das Chlorsilber unbemerkt blieb.

Ebenso: Im weissen Licht 65 Blasen in 2 Minuten;  
im orangen Licht 66 Blasen in 2 Min., das Papier blieb unverändert;  
im weissen Licht 66 Blasen in 2 Minuten.

Bei der entsprechenden Vergleichung zwischen weissem und blauem Licht ergab sich ein ganz anderes Resultat; es wurde die Lösung *B* benutzt.

Am 1. Septbr. 1864 zwischen 11 und 12 Uhr.

Im weissen Licht 85 Blasen in 1 Min.

Nach 1 Min. im blauen 2 Blasen in 1 Min.

„ 2 „ „ 0 „ „ 1 „

Das Papier während dieser Zeit im blauen Lichte tief gebräunt.

Nach 2 Min. im weissen Licht 91 Blasen in 1 Min.;

„ 2 „ „ blauen „ keine Blasen;

„ 1 „ „ weissen „ 81 Blasen.

Das dunkelblaue Licht, welches auf das photographische Papier noch sehr kräftig wirkte, hatte demnach seine Wirkung auf die Gasabscheidung der Pflanze fast ganz verloren;

Am 2. Septbr. 1864 zwischen 10 und 12 Uhr Vormittag.

Im weissen Licht 21 Blasen in 1 Min.;

Im blauen Licht 11 Blassen in 5 Min., das Papier gebräunt;

im weissen Licht 20 Blasen in 1 Min.

Die unter d aufgeführten Versuche beweisen, dass die Wirkung des Sonnenlichts auf die Gasabscheidung nicht proportional ist seiner Wirkung auf Chlorsilber: Das gemischte orange Licht, dessen Einfluss auf das photographische Papier während der Beobachtungszeit unmerklich war, leistete bei der Gasabscheidung fast ebenso viel wie das weisse Licht; während dagegen das blaue trotz der energischen Bräunung des photographischen Papiers nur unbedeutend auf die Pflanze einwirkte.

#### e) Keimung und Wachsthum in orangem und blauem Lichte.

Der Boden des Cylinderglases *Ci* (Fig. 10) wurde 4—5 cm hoch mit Erde (*e*) bedeckt und in diese einige Samen gelegt. Die Korke *k* reichten 2—3 cm tief in den Hals hinab und wurden sorgfältig verschmiert, um ein etwaiges Eindringen der farbigen Flüssigkeiten oder der Ammoniakdämpfe der blauen Lösung zu hindern. Sodann wurde einer der die Samen enthaltenden Cylinder in die Lösung des Kupferoxydammoniaks, ein zweiter in die des doppeltchromsauren Kalis gesetzt und in der angegebenen Stellung befestigt; ein dritter blieb daneben dem weissen Lichte ausgesetzt. Die Apparate wurden so neben einander gestellt, dass sie möglichst gleiche Beleuchtung erhielten. Bei den 1861 und 1862 gemachten Versuchen wurde der



Zutritt frischer Luft zu den Keimpflanzen einfach dadurch bewerkstelligt, dass die auf die äusseren Enden der Glasröhren *a*, *z* gestülpten Kautschukschläuche frei herabhingen; die Temperaturänderungen mussten so einen Luftwechsel herbeiführen. Eine zweckmässigere Zusammenstellung wendete ich 1864 an; durch Kautschukröhren waren die inneren drei Cylinder so in Kommunikation gesetzt, dass sie gewissermassen nur einen Raum bildeten; Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der Luft mussten sich dabei bald ausgleichen. (Mittels eines Aspirators wurde die Luft in den drei unter sich verbundenen Cylindern täglich einige Male erneuert; die eingesogene Luft ging zunächst durch Wasser, um die Austrocknung der Erde in den Cylindern zu verhüten, deren jeder einen Luftraum von ungefähr 1 l besass. Die durch das Wassergefäss einströmende Luft musste zunächst in einen langen Schlauch eintreten, dessen Oeffnung von dem mit Kupferoxydammoniak gefüllten Cylinder weit entfernt war, um etwaigen Eintritt von Ammoniak zu vermeiden. — (Der Apparat ist in der Originalabhandlung in Fig. 7 abgebildet. Zusatz 1892.)

Bei den 1861 mit *Linum grandiflorum* und *Brassica oleracea*, sowie 1862 mit *Helianthus annuus* und *Ipomoea purpurea* gemachten Versuchen, standen die Apparate an einem Südostfenster, wo sie im Juni, Juli und August an sonnigen Tagen 4—5 Stunden lang von der Sonne getroffen wurden; die Flüssigkeiten zwischen den Cylindern erwärmten sich dabei nicht selten auf 35° C. (die Thermometer ähnlich wie in Fig. 9 angebracht). Bei den Versuchen mit *Sinapis alba* und *Linum usitatissimum* 1864 wurde diese starke Erwärmung vermieden, die Apparate standen 2 m vom Fenster entfernt, wo sie nur zuweilen 1 bis 1½ Stunden lang von der Sonne getroffen wurden.

Der Versuch mit *Sinapis* begann am 17. Februar und dauerte bis zum 16. März, wobei die Temperatur der farbigen Flüssigkeiten zwischen 12 und 18° C. schwankte; der mit *Linum usitatissimum* dauerte vom 20. März bis 21. April, wobei die Temperatur meist zwischen 11 und 15° sich hielt, die Extreme waren 11° und 23°. Die Temperaturen waren also für die Versuchspflanzen der verschiedenen Jahre sehr verschieden.

Was das zu den Pflanzen gelangende Licht betrifft, so war die Lösung des doppelt chromsauren Kalis immer gesättigt, die Zusammensetzung des durchtretenden Lichtes also die unter II bestimmte. Die Kupferoxydammoniaklösung hatte eine dunklere Färbung als die oben beschriebene Lösung A. war aber heller als B. Die Dicke der Flüssigkeitsschicht zwischen den Cylindern war 12—13 mm.

Die übereinstimmenden Ergebnisse der Versuche lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

Nach dem Hervortreten der Keimstengel über die Erde war die Entwicklung der oberirdischen Theile immer geschwiuder und kräftiger im oran-

gen als im blauen Lichte; im letzteren bedurften die Pflanzen stets einer viel längeren Zeit (um 4—6 Tage mehr) als im orangen, um ihre blattartigen Kotyledonen auszubreiten, auch blieben diese kleiner, so dass bei *Linum usitatissimum* und *Sinapis alba* die Lamina im orangen Lichte 2—3 mal so gross wurde als im blauen, doch blieben die ersteren ihrerseits wieder hinter denen im weissen Lichte an Grösse zurück; in Bezug auf die Flächenausdehnung der Blattgebilde wirkte, kann man sagen, das orange Licht wie ein geringer, das blaue wie ein hoher Grad von Dunkelheit<sup>1)</sup>.

Im blauen Lichte hörte die weitere Entwicklung auf, wenn die Keimpflanzen ihre Reservestoffe aufgezehrt hatten, d. h. es entwickelten sich nur diejenigen Theile, welche auch in tiefer Finsterniss sich bilden, bei meinen Versuchspflanzen, nämlich die Kotyledonen, zwischen denen ein kleines Blättchen hervortrat, ohne sich weiter zu entfalten, alsdann gingen die sehr schwächlichen Pflänzchen regelmässig zu Grunde. Im orangen Lichte dagegen bildeten sich aus der Knospe immer mehrere, wenn auch kleine Laubblätter, bei *Linum grandiflorum* bis 16, bei *Brassica oleracea* und *Linum usit.* bis 6; die zugehörigen Internodien wurden verhältnissmässig länger als im weissen Lichte.

Durch dieses Verhalten wird die Vermuthung nahe gelegt, dass im blauen Lichte keine Assimilation (keine Neubildung organischer Substanz) stattfindet, dass dies aber im orangen Lichte wenigstens im geringen Grade geschieht; Wägungen, welche hier allein entscheiden können, konnte ich bei meinen bisherigen Versuchen nicht vornehmen, es war unmöglich, die sehr zarten Pflanzen aus der Erde in den Cylindern ohne namhaften Substanzverlust herauszuholen. Da die Neubildung kohlehaltiger organischer Substanz ohne entsprechende Abscheidung von Sauerstoffgas nicht gedacht werden kann, so ist es jedenfalls fraglich, ob in einer Beleuchtung, wo die Gasabscheidung auf ein Minimum herabsinkt, überhaupt eine Zunahme an organischer Substanz möglich ist. Die Angabe Hunt's (s. a. a. O. p. 319 u. 320), dass bei den im blauen Lichte erwachsenen Pflanzen (*Lepidium sativum*, *Matthiola incana*, *Campanula Speculum*) der Procentgehalt an Trockensubstanz (er nennt es unpassend Holzfaser) kleiner sei als bei den im gelben, rothen und weissen kann nicht als Bestätigung jener Vermuthung gelten, weil der Procentgehalt an Trockensubstanz während der Keimung sinkt, ein Minimum erreicht und dann wieder steigt; es kommt also der relative Entwicklungszustand der Pflanzen dabei wesentlich in Betracht; in Hunt's Arbeit finde ich dies nicht berücksichtigt und so muss seine Angabe einstweilen auf sich beruhen. Die Frage, ob in einer Beleuchtung, welche fast ausschliesslich blaue, violette und ultraviolette Strahlen zu den Pflanzen ge-

<sup>1)</sup> Vergl. meine Abhandlung „über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung u. s. w.“ botan. Zeitg. 1863, p. 11 ff.

langen lässt, keine Assimilation stattfindet, kann erst dann als entschieden betrachtet werden, wenn es nicht gelingt, unter soleher Beleuchtung Pflanzen zu erziehen, welche mehr wiegen als die entwicklungsfähige Substanz des angewendeten Samens.

Gelegentlich mag hier die Beobachtung erwähnt werden, dass die Erde in den Cylindern an der Lichtseite im weissen und orangen Lichte, bei allen Versuchen, sich mit grünen Algen bedeckte, was im blauen Lichte nicht oder nur in sehr geringem Grade geschah.

Die heliotropische Krümmung trat im orangen Lichte niemals ein, die Stengel wuchsen senkrecht empor, wie in tiefster Finsterniss, während sie sich hinter der blauen Flüssigkeit dem einfallenden Lichte in Bogen von  $80-90^{\circ}$  konkav entgegenkrümmten; wurde der Cylinder *Ci* in der blauen Flüssigkeit umgedreht, so krümmten sich die Pflanzen immer wieder in wenigen Stunden zurück, dem Lichte zu, es konnte dies 2—3 mal an denselben Pflanzen wiederholt werden. Die grüne Färbung der Blattgebilde war bei allen Versuchen dieselbe im orangen, blauen und weissen Lichte.

Ohne Ausnahme zeigten die Kotyledonen und Laubblätter im orangen Lichte die merkwürdige Erscheinung, dass sie sich nach unten konkav krümmten, die schmalen, wie die Laubblätter von *Linum usitatissimum* und *grandiflorum* rollten sich geradezu ein, die breiteren wie die Kotyledonen von *Linum*, *Ipomoea*, *Brassica*, *Sinapis* und *Helianthus* krümmten auch den Rand abwärts und nahmen so eine nach unten hohle Form an. Martius<sup>1)</sup>, der verschiedene Pflanzen (u. a. *Lepidium sativum* und *Linum usitatissimum*) unter farbigen Gläsern wachsen liess, beobachtete dieselbe Erscheinung nicht nur unter gelbem, sondern auch unter rothem und violetter Glase; sie soll schon 1813 von Ruhland wahrgenommen worden sein. Ein ähnliches Konkavwerden der Unterseite habe ich übrigens mehrfach auch in tiefer Finsterniss wahrgenommen, so bei *Brassica Napus*, *Papaver somniferum* (Flora 1863. p. 500), *Helianthus tuberosus*, *Cucurbita Pepo* und *Dahlia variabilis* an etiolirten Sprossen. Das abnorme Verhältniss in der Ausdehnung der Ober- und Unterseite, worauf diese Erscheinung beruht, scheint demnach nicht eine Wirkung der genannten Strahlen zu sein, sondern vielmehr von dem Mangel anderer Strahlen herzurühren, welche hinter gewissen farbigen Medien ebenso fehlen, wie in tiefer Finsterniss<sup>2)</sup>.

Die citirten Arbeiten von Hunt, Zantedeschi und Martius enthalten noch manche Angaben, welche von meinen Beobachtungen über das Wachsthum in farbigem Lichte differiren; ich unterlasse es aber, hier näher darauf einzugehen, da es bei der Verschiedenheit der farbigen Medien kaum möglich sein dürfte, über die Differenzen ins Reine zu kommen.

Bonn, den 7. Oktober 1864.

1) Botan. Zeitg. 1854, p. 82.

2) Oder überhaupt von mangelhafter Beleuchtung. Zusatz 1892.



## Nachträgliche Bemerkung zu vorstehender Abhandlung.

Zusatz 1892.

Die Thatsache, dass die sogenannten chemischen Strahlen bei der Sauerstoffabscheidung sehr wenig oder fast nichts, die helleuchtenden gelben aber fast ebensoviel leisten, wie das gesammte gemischte Licht, hat 1870—71 zu lebhaften Diskussionen geführt. Den dabei obwaltenden Grundirrthum der Gegner habe ich zunächst in meinem Lehrbuche, dann aber in der 1. Aufl. p. 369 meiner „Vorlesungen“ in folgender Weise darzulegen gesucht „Dagegen hat die merkwürdige Thatsache Einige irregeführt, dass die Kurve der Helligkeit im Spektrum mit der Draper'schen Kurve beinahe zusammenfällt: sie liessen sich dadurch zu der Annahme verführen, die Draper'sche Kurve selbst sei eine Wirkung der Helligkeit; nun hat aber eine solche Auffassung überhaupt gar keinen Sinn, denn mit dem Worte Helligkeit bezeichnen wir in diesem Fall nichts Anderes als die Wirkung des Lichtes auf unser Auge, die möglicherweise auf die Augen verschiedener Thiere eine ganz andere sein könnte. Und jedem Verständigen leuchtet sofort ein, dass die Wirkung des Lichtes auf unser Auge unmöglich die Ursache von der Wirkung des Lichtes auf chlorophyllhaltige Zellen sein kann. Die ganze Annahme beruhte also auf reiner Gedankenlosigkeit. Den wahren und korrekten Ausdruck für die Draper'sche Kurve habe ich in der III. Auflage meines Lehrbuches aufgestellt in folgenden Worten: die durch das Chlorophyll vermittelte Sauerstoffabscheidung ist eine Funktion der Wellenlänge des Lichtes derart, dass nur Licht von Wellenlängen, welche nicht grösser als  $\frac{69}{100\,000}$  mm und nicht kleiner als  $\frac{40}{100\,000}$  mm sind, die Sauerstoffabscheidung bewirkt; von beiden Extremen ausgehend steigt die Wirkung des Lichtes auf die Sauerstoffabscheidung, wenn seine Wellenlänge sich dem Werthe  $\frac{59}{100\,000}$  mm nähert, wo das Maximum der Wirkung liegt. Oder auch indem wir die mittleren Wellenlängen der farbigen Spektralregionen in 100 000 Theilen des Millimeters gemessen zu Grunde legen: die Sauerstoffabscheidung wird von Lichtwellen bewirkt, deren geringste Länge mit circa 40 beginnt; sie steigert sich, wenn diese bis circa 59 steigt und nimmt wieder ab, wenn die Wellenlänge noch weiter steigt, um bei einer Wellenlänge von circa 69 fast Null zu werden. Wir haben also ein ähnliches Verhalten wie bei der von mir zuerst aufgestellten Temperaturkurve: wie bei dieser die von der Temperatur abhängigen Funktionen der Pflanze erst bei einer gewissen Intensität der Wärmeschwingungen beginnen, mit zunehmender Intensität steigen, bei einer Optimaltemperatur das Maximum der Wirkung eintritt, um bei noch weiter zunehmender Wärmeintensität wieder bis Null herabzusinken; so zeigt sich also an der Draper'schen Kurve, dass die Sauerstoffabscheidung

der Pflanzen bei einer gewissen kleinen Wellenlänge beginnt, mit zunehmender Wellenlänge sich steigert, dass  $59/100\,000$  mm Wellenlänge ungefähr das Optimum darstellen, bei welchem das Maximum der Wirkung eintritt, und dass bei weiterer Steigerung der Wellenlänge die physiologische Wirkung nach Null hinabsinkt.“ Für die hier vorliegende hochwichtige Frage ist ferner von ganz besonderem Interesse eine Abhandlung von Dr. E. Detlefsen: „Die Lichtabsorption in assimilirenden Blättern“ in den Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg herausgeb. von J. Sachs Bd. III 1888 p. 534.

## XI.

### Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung<sup>1)</sup>.

1883 bis 1887.

(Aus: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. III., pag. 372—388. — 1887.)

Bekanntlich wird der ganze, sehr ausgedehnte ultraviolette Theil des Sonnenspektrums in einer schwefelsauren Chininlösung durch Fluorescenz in Strahlen von geringerer (aber unter sich sehr verschiedener) Brechbarkeit verwandelt. Das so gebildete Fluoreszenzlicht erscheint hellblau leuchtend, wogegen die ultravioletten Strahlen, aus denen es entstanden ist, von unseren Augen gewöhnlich nicht wahrgenommen werden.

Dem durch eine Schicht von Chininlösung hindurchgegangenen Licht fehlen also die ultravioletten Strahlen, während eine gleich dicke Schicht klaren Wassers dieselben durchlässt; das unbewaffnete Auge aber nimmt keinen Unterschied des durch die beiden Flüssigkeitsschichten scheinenden Lichtes wahr, beide erscheinen gleich hell und gleich farblos.

Man hat also bei richtiger Versuchsanstellung ein Mittel, Pflanzen gleicher Art in gleich hellem, farblosem Licht wachsen zu lassen, so dass die einen gleichzeitig die ultravioletten Strahlen erhalten, die andern aber nicht, und der Versuch muss zeigen, ob dabei in der Vegetation ein Unterschied hervortritt. Ist dies der Fall, so kann die Ursache nur in der Gegenwart oder in dem Fehlen der ultravioletten Strahlen in dem die Pflanzen treffenden Licht gesucht werden.

---

<sup>1)</sup> Der Gedanke, der mich veranlasste diese Untersuchung zu unternehmen, ist aus den Erfahrungen entsprungen, die ich circa 20 Jahre früher in den hier vorausgehenden drei Untersuchungsreihen gewonnen hatte. Eine theoretische Verwerthung fand derselbe jedoch erst 1880 in meiner Abhandlung: „Stoff und Form der Pflanzenorgane“ (Arbeiten des botan. Instit. Würzburg 1880, Bd. II., p. 452), welche in einer späteren Abtheilung der vorliegenden Sammlung ihre Stelle finden wird. Zusatz 1892.



Erwägungen, welche ich am Schluss dieser Mittheilung andeuten werde, veranlassten mich im Sommer 1883 einen derartigen Versuch anzustellen.

Derselbe ergab ein überraschend auffallendes Resultat: die hinter einer Wasserseicht gewachsenen Pflanzen (*Kapuzinerkresse*, *Tropaeolum majus*) erzeugten normale Blüten; die hinter einer gleichdicken Schicht von schwefelsaurer Chininlösung wuchsen zwar anscheinend ebenso normal und kräftig; allein die Blütenknospen blieben winzig klein und verdarben nach wenigen Tagen.

Ich durfte also schliessen, dass zur Blütenbildung dieser Pflanze die unsichtbaren, ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes unentbehrlich sind.

Bei der ausserordentlichen Wichtigkeit dieses Resultates schien es mir gerathen, den Versuch erst noch einige Male zu wiederholen, bevor ich es veröffentlichte. Da nun die im Jahre 1884, noch mehr aber die 1886 gemachten Erfahrungen das erste Ergebniss bestätigen, so glaube ich nicht länger zögern zu sollen<sup>1)</sup>. Ich bin mir dabei vollkommen bewusst, dass hiermit nur ein erster Schritt zur Erforschung der eben ausgesprochenen Beziehung zwischen ultravioletten Strahlen und Blütenbildung gethan ist; es werden noch langjährige Versuche unter veränderten Bedingungen und mit anderen Pflanzenarten nöthig sein, um so mehr, als jeder Versuch Monate in Anspruch nimmt und nur im Frühling und Sommer bei geeignetem Licht angestellt werden kann. Ich behalte mir vor, in dieser Richtung weiter zu arbeiten.

Zunächst lasse ich nun eine ausführliche Beschreibung der von mir bisher angestellten Versuche folgen, um am Schluss auf die Gesichtspunkte hinzuweisen, welche bei der physiologischen Verwerthung und Deutung der Ergebnisse in Betracht kommen.

#### Versuch von 1883.

Ich verwendete dazu zwei gleiche Kulturkästen von starkem weissem Eisenblech mit geschwärzter Innenseite; sie sind 55 cm hoch, 35 cm breit und tief. Diese Kästen haben keinen Boden, stehen aber in einem Untersatz mit aufgeschlagenem Rand, der mit feuchtem Sand bedeckt ist; in letzteren sinken die unteren Ränder der vier Seitenwände des Kastens ein, so dass Licht von unten her nicht eindringen kann. — Die dem Zimmer zugekehrte Seite des am Fenster aufgestellten Kastens hat eine Thür, durch welche die Blumentöpfe eingestellt und andere Handgriffe im Inneren bequem vorgenommen werden können. Die nach aussen gekehrte Wand des Kastens wird fast ganz durch eine gläserne Cuvette ersetzt; diese ist 45 cm hoch, 33 cm breit und kann zwischen den sehr dicken Glaswänden eine

1) Eine sehr kurze vorläufige Notiz gab ich bereits in den Berichten der physik-medicin. Gesellschaft in Würzburg, Juli 1886.

Wasserschicht von ca. 34 mm Dicke fassen. Die Cuvette ist oben frei, wo sie durch einen aufgeschliffenen Deckel verschlossen werden kann; an den drei anderen Seiten von einem übergreifenden Rahmen umgeben, der diejenigen Lichtstrahlen abhält, welche nicht durch die Flüssigkeit gegangen sind. — Durch diese Umrahmung wird aber die das Licht durchlassende Fläche auf 39 cm Höhe und 28 cm Breite vermindert. — Es ist sehr wichtig, dass die Umrahmung gut schliesst und dass die in der Cuvette enthaltene Flüssigkeit nicht verdunstet; sonst würde sich das Niveau senken und es könnte dann durch den oberen Theil des von der Cuvette gebildeten Fensters unverändertes Licht eindringen. Ich bedeckte übrigens den oberen Rand der Cuvette sammt den umgrenzenden Partien des Kastens mit Staniol oder schwarzem Wachstuch.

Die Basis der Cuvette liegt ca. 10 cm höher als der untere Rand des Kastens; da die eingestellten Pflanzentöpfe ungefähr 10 cm hoch sind, würde das bis zu dieser Höhe einfallende Licht den Blättern doch verloren gehen, sogar die Lage derselben heliotropisch stören und die Cuvetten selbst würden unnöthig gross und ihre Füllung erschwert werden.

Die unten folgende Figur, allerdings die später konstruirten Holzkästen darstellend, wird zum Verständniss des Wesentlichen der gegebenen Beschreibung beitragen.

Uebrigens sind diese einfachen Apparate seit 17 Jahren in meinem Laboratorium im Gebrauch; bis dahin wurden die Cuvetten mit doppelt-chromsaurem Kali und resp. Kupferoxydammoniak gefüllt, um zur Demonstration der Sauerstoffausscheidung, der heliotropischen Krümmungen u. s. w. in farbigem Lichte zu dienen.

Vor der Füllung der Cuvetten müssen die Kästen am Fenster neben einander aufgestellt und erst dann die Einfüllung der Flüssigkeiten vorgenommen werden, da die bereits montirten Apparate sich nicht wohl transportiren lassen. Zweckmässig ist es, die Fensterflügel ganz auszuheben und die Kästen so aufzustellen, dass die Cuvetten vor die Fensterfläche hinausragen, damit möglichst viel reflektirtes Himmelslicht einstrahlen kann<sup>1)</sup>.

Die Apparate wurden diesmal an ein Ostfenster im 2. Stockwerk des Hauses gestellt, wo das Licht von allen Seiten her freien Zutritt hat. Von früh morgens 5 oder 6 Uhr bis gegen 10 Uhr konnten auch direkte Sonnenstrahlen einfallen, und es war zu fürchten, dass sich die Luft in den Kästen allzusehr erhitzen werde. Zur Vermeidung dieses Uebelstandes wurden dicke Bretter auf die Deckplatten der Kästen so gelegt, dass sie ein nach aussen vorspringendes Dach bildeten. Uebrigens konnte die erwärmte Luft durch ein Loch in der Decke des Kastens entweichen. Trotzdem erhob sich, wie

<sup>1)</sup> Vergl. Detlefsen, Arb. d. botan. Instit. Würzburg. Bd. III. Heft 1, p. 89.

das eingesetzte Maximumthermometer zeigte, die Temperatur der Luft mehrfach bis auf  $40^{\circ}$  C., was den Pflanzen jedoch nicht schadete.

Die Füllung der Cuvetten soll nun mit Wasser und mit schwefelsaurer Chininlösung geschehen. Die eine wird sogleich ganz mit Wasser (nämlich klarem Brunnenwasser<sup>1)</sup>) gefüllt, die andere nur so weit, dass oben noch 5—6 cm Raum bleibt, um die Chininlösung herzustellen, was zweckmässig folgendermassen geschieht. In einem Kochkolben werden etwa 20—30 g schwefelsaures Chinin unter Zusatz von so viel Schwefelsäure, als zur Lösung nöthig ist, aufgelöst. Von der klaren und sehr konzentrirten Lösung giesst man eine Portion in die fragliche Cuvette und rührt um.

Ein halb mit starker Chininlösung gefülltes Reagenzrohr hält man nun in den Kasten hinein und beobachtet, ob noch blaue Fluorescenz darin eintritt; ist dies der Fall, so giebt man noch mehr Lösung in die Cuvette und probirt wieder, und so fort, bis hinter der chininhaltigen Cuvette im Kasten keine Spur von Fluorescenz mehr an der Chininprobe zu bemerken ist, worauf man die Cuvette mit Wasser ganz füllt und sorgfältig verschliesst. Dies entspricht offenbar der Absicht des anzustellenden Versuches; denn sobald die Chininlösung in dem Probegläschen hinter der Cuvette nicht mehr fluorescirt, sind alle ultravioletten Strahlen zerstört, d. h. schon in der Cuvette fluorescirt. Es bedarf keiner Erwähnung, dass hinter der Cuvette mit reinem Brunnenwasser die Chininprobe lebhaftere Fluorescenz zeigt, dass hier also die ultravioletten Strahlen in den Kasten eindringen. — Blickt man von der Kastenthür aus einfach nach der mit Wasser und der mit Chininlösung gefüllten Cuvette, so erkennt man keinen Unterschied der Helligkeit oder Färbung.

Um die Eigenschaften des durch die Chinincuvette gegangenen Lichtes noch näher kennen zu lernen, machte ich noch Beobachtungen über sein sichtbares Spektrum, über seine Wirkung auf photographisches Papier und auf heliotropisch empfindliche Pflanzentheile.

Bringt man den Spalt eines einfachen Spektroskops das eine Mal hinter die mit Wasser, das andere Mal hinter die mit Chininlösung gefüllte Cuvette, so erblickt man das ganz gewöhnlich sichtbare Spektrum bis zur Linie *H*, ohne dass mein Auge einen Unterschied wahrnimmt; blau und violett erscheinen hinter Chinin nicht geschwächt oder verkürzt.

Zur Prüfung der photographischen Wirkung des durch die gefüllten Cuvetten gegangenen Lichtes benutzte ich zwei kleine Apparate, welche durch das Loch in der Deckplatte der (später konstruirten) Kästen geschoben wurden. Dieselben sind nach dem in Fig. 11 in unserer Abhandlung X benutzten Prinzip, jedoch bequemer konstruirt: ein kleines Stück des sehr empfindlichen photographischen Papiers wird zwischen zwei Platten ge-

1) Das benutzte enthält circa 0,6 pro Mille Salze, vorwiegend Kalk.



bracht, die sich erst innerhalb des Kastens öffnen und nach der Einwirkung des Lichtes wieder schliessen. Das Papier wird dann sofort in die Fixirflüssigkeit gebracht und später ausgelaugt. Man kann so zahlreiche Proben sammeln und vergleichen. — Das Resultat war, dass nach 10—15 Minuten das photographische Papier hinter der Wassercuvette tiefbraun wurde, das Maximum der Wirkung zeigte, während gleichzeitig das hinter Chininlösung belichtete Papier nur einen bräunlichen Schatten zeigte oder doch nur, je nach der Dauer, hellbraun wurde. — Das durch Chininlösung gegangene Licht, obgleich es die blauen und violetten Strahlen dem Auge ungeschwächt zeigt, wirkt also nur schwach auf photographisches Papier.

Die heliotropische Wirkung kann leicht konstatiert werden, wenn man sehr junge Keimpflanzen der Kresse (*Lepidium sativum*), Kapuzinerkresse (*Tropaeolum*) u. a. in Töpfen in die Kästen stellt. Es zeigt sich, dass sie sowohl hinter Wasser, wie hinter Chinin starke heliotropische Krümmungen machen, und zwar, soweit man ohne messende Untersuchung feststellen kann, in gleichem Grade; auch zeigen dies die heliotropischen Krümmungen der für unseren Zweck bestimmten Versuchspflanzen.

Diese Bemerkungen gelten natürlich auch für die folgenden Versuchsreihen, wogegen ich jetzt zu dem Versuch von 1883 zurückkehre.

Zwei gleich grosse (10 cm hohe und weite) mit Gartenerde gefüllte Blumentöpfe enthielten je zwei Samen von *Tropaeolum majus*, die (im finsternen Raum) soeben zu keimen, d. h. die Erddecke zu heben anfangen. Einer wurde nun in jeden Kasten gestellt. Der Versuch begann am 15. Juni und endete am 17. August, dauerte also 62 Tage, während der besten Vegetationszeit des Jahres.

Ich will hier noch die Bemerkung einschieben, warum ich gerade das *Tropaeolum majus* zu diesem ersten Versuch, sowie auch zu den späteren wählte. Zunächst ist das eine von den Pflanzen, die ich seit 30 Jahren jährlich immer wieder zu den verschiedensten Vegetationsstudien benutzt habe, die ich daher in ihrem Verhalten nach den verschiedensten Richtungen hin genau kenne. Besonders aber kam in Betracht, dass es sich um Blütenbildung handelte, dass *Tropaeolum* schon frühzeitig nach der Keimung Blütenknospen erzeugt und dann während der ganzen Vegetationsdauer immer neue Einzelblüthen in den Blattachsen hervorbringt. Ferner hat die Pflanze einen biegsamen Stengel, der besser als ein straff aufrechter in dem engen Raum eines Kastens sich zurecht findet. Das Wichtigste aber ist, dass *Tropaeolum majus* eine entschiedene Schattenpflanze ist und nur dann gut gedeiht, wenn sie nicht das volle Tageslicht erhält. In den Versuchskästen kann nur ein Theil des letzteren den Pflanzen nützlich werden, und nicht jede beliebige Pflanze verträgt, zumal wenn sie blühen soll, eine derartige Einschränkung ihres Lichtbedürfnisses; auch rechtfertigte das Ergebniss meine Wahl.

Der Verlauf der Vegetation wurde täglich beobachtet; ich gebe aber nur das Resultat am 17. August, wie ich es damals aufgeschrieben habe.

A. Die beiden Pflanzen (1 u. 2) hinter Wasser.

1. Pflanze: Sprossachse: 120 cm lang;  
                   Blätter: die untersten 7 gelb,  
                                 22 jüngere frisch grün,  
                                 bis 70 mm Durchmesser;  
                   Blüthen: 3 ganz normale, aufgeblüht,  
                                 2 grosse und mehrere kleine Knospen.
2. Pflanze: Sprossachse: 125 cm lang;  
                   Blätter: die 8 untersten gelb, trocken,  
                                 die 23 jüngeren grün, einige davon haben 82 mm  
                                 Durchmesser;  
                   Blüthen: 5 grosse, prachtvolle, offen,  
                                 4 zum Aufblühen bereite und mehrere kleine  
                                 Knospen.

B. Die beiden Pflanzen (1 u. 2) hinter Chininlösung.

1. Pflanze: Sprossachse: 120 cm lang;  
                   Blätter: die 10 unteren gelb, trocken,  
                                 13 jüngere grün, bis 70 mm Durchmesser;  
                   Blüthen: keine Spur davon, ausser einigen kaum  
                                  $\frac{1}{2}$  mm grossen verdorbenen Knospen.
2. Pflanze: Sprossachse: 205 cm lang;  
                   Blätter: die 10 unteren gelb, trocken,  
                                 12 frische, grüne, bis 74 mm Durchmesser;  
                   Blüthen: keine, auch keine kenntlichen Knospen.

Also hinter Wasser 14 Blüthen und Blüthenknospen;  
 hinter Chinin keine Blüthe und keine lebensfähige Knospe.

Die Chininlösung war in den letzten Tagen ein wenig fahl-bräunlich geworden, weshalb ich den Versuch beendigte.

Versuche von 1884.

Der ganz überraschende Erfolg veranlasste mich, die Versuche weiter auszudehnen. Ich liess dazu noch vier neue aber grössere Kästen von Holz bauen. Die umseitige Figur giebt den Vertikalschnitt eines solchen und wird nach der obigen Beschreibung der älteren eisernen Kästen leicht verständlich sein; es ist nur zu bemerken, dass der Querschnitt (Grundriss) ungefähr quadratisch ist, dass die Kästen einen Boden haben, auf welchem ein

mit feuchtem Sand bedeckter Zinkuntersatz mit Rand steht. Das Deckstück fällt nach hinten schief ab, um den schief auffallenden Sonnenstrahlen auszuweichen. — Die Cuvetten (von sehr dickem Glase) sind circa 56 cm hoch, 44 cm breit, die lichte Weite, also die Dicke der Flüssigkeitsschicht, ist in der Mitte ca. 38 bis 44 mm, verjüngt sich aber nach beiden Seiten hin. Der Hohlraum fasst 8 bis 9 Liter.

Die Thür an der Rückwand wird täglich einmal geöffnet und während der Nacht halb offen gelassen. Uebrigens findet langsame Kohlensäurebildung aus der Erde der Töpfe statt, da diese stark humos ist. — Bei *l* ist ein 3 cm weites rundes Loch, welches entweder mit Baumwolle oder mit Kork geschlossen werden kann. Es dient zur Lüftung und gelegentlich zur Einführung der oben beschriebenen kleinen Apparate mit photographischem Papier.

Die leuchtende Fläche, die gewissermassen das Fenster des Kastens darstellt, ist wegen der Einrahmung der Cuvette an den Rändern 50 cm hoch und 42 cm breit.

Aus diesen 4 Kästen wurden 2 Paare zusammengestellt, die in den Oeffnungen zweier Fenster des dritten Stockwerkes des Hauses aufgestellt wurden, das eine Paar in einem Ostfenster, das andere in einem Südfenster. Die beiden Eisenkästen gaben ein drittes Paar, welches im Ostfenster des zweiten Stockwerkes wie im Vorjahr aufgestellt wurde.

Die beschattende Ueberdeckung der Kästen mit Brettern unterliess ich diesmal, in der Meinung, durch freien Lichtzutritt die Vegetation zu kräftigen; direktes Sonnenlicht konnte die Cuvetten an den Ostfenstern in den Morgenstunden bis nach 10 Uhr treffen, am Südfenster von 9 bis 2 Uhr. Die ab und zu, jedoch nur kurze Zeit, 40° C. selbst übersteigende Erwärmung der Luft in den Kästen blieb, so weit ich urtheilen konnte, ohne üble Folgen für die Pflanzen.

Dagegen beging ich einen anderen Fehler, der dem Verlauf des Versuchs späterhin eine unerwünschte Wendung gab.

Die Chininlösung wurde in der beschriebenen Art hergestellt; dann



Fig. 13.

Vertikalsehnitt eines Kulturkastens aus Holz. — *a* Cuvette; *b* Glasdeckel; *c-k* Rahmen für die Cuvette; *d* Basis der Cuvette; *f-g* Füße des Kastens; *h-k* schiefe Decke; *l* Loch; *o* Pflanze; Pfeile bedeuten Lichtstrahlen; *m* Thür an der Hinterwand.



aber setzte ich noch 3 pro Mille (Volumen) konzentrierte Schwefelsäure zu; dasselbe geschah auch bei den Wassercuvetten. Ich hoffte dadurch die Bildung von Algen in der Flüssigkeit zu verhindern, was auch geschah; dagegen erschienen später Pilze, offenbar submerse *Penicillium*- und *Mucormycelien*, welche, zumal in den Chininlösungen, üppig wucherten und wohl dazu beitrugen, das Chinin später zu zersetzen; doch dürfte auch die allzustarke Beleuchtung, und diese vielleicht noch mehr, zur Veränderung der Lösung beigetragen haben. Diese wurde nämlich in der zweiten Hälfte der Versuchszeit rauchbraun. Sah man durch die Cuvetten gegen den leuchtenden Himmel, so erschien dieser feurigbraun. Wir werden sogleich sehen, wie dies auf die Vegetation hinter den Chininlösungen wirkte; dagegen verlief der Versuch bis zu der Zeit, wo die Bräunung lebhaft wurde, gerade so, wie 1883.

Der Versuch begann schon am 18. April; in jeden Kasten wurden zwei Töpfe mit je zwei soeben im Finstern auskeimenden *Tropaeolum*samen gestellt. — Bei abwechselnd trübkaltem und sonnigem Wetter wuchsen die Pflanzen bis zum 14. Mai soweit, dass jede 6—8 kräftige Blätter besass; ein Unterschied zwischen denen hinter Wasser und denen hinter Chinin war nicht zu erkennen.

Bis zum 15. Juni gab es nur wenig heitere und warme Tage, meist war das Wetter kalt und trüb. — Die Chininlösungen blieben bis zu dieser Zeit klar und farblos, nur einige Mycelien begannen aufzutreten. Der Versuch verlief bis hierher normal, wie folgende am 15. Juni gemachte Notizen beweisen.

#### I. Ostfenster im 2. Stockwerk (Eisenkästen).

##### A. Pflanzen hinter Wasser; haben zusammen:

34 frische, grüne Blätter, keines verdorben;  
nur eine Pflanze hat eine Blüthe, diese aber gross, schön gefärbt.

##### B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

25 frische, grüne Blätter, 5 gelbe, trockene;  
keine Blüthe, einige sehr kleine, gänzlich verdorbene Knospen.

#### II. Ostfenster im 3. Stockwerk (Holzkästen).

##### A. Pflanzen hinter Wasser; zusammen:

59 frische, grüne, 4 gelbe, trockene Blätter;  
2 sehr schöne, offene Blüthen, viele gesunde kleine und grössere Knospen.

##### B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

48 frische, grüne, 14 verdorbene Blätter;

keine Blüthe; die winzig kleinen Blütenknospen gänzlich verdorben.

### III. Südfenster im 3. Stockwerk (Holzkästen).

#### A. Pflanzen hinter Wasser; zusammen:

59 Blätter frisch, 10 gelb, trocken;  
4 schöne Blüten, je 2 an einer Pflanze.

#### B. Pflanzen hinter Chinin; zusammen:

36 grüne, 23 gelbe, trockene Blätter;  
eine kleine, schwächliche Blüthe, alle Knospen verdorben.

Es hatten sich also bis zum 15. Juni hinter Wasser 7 normale, grosse schöne Blüten gebildet, hinter Chininlösung nur eine abnorm schwächliche.

Bis hierher entspricht somit das erzielte Resultat fast genau dem im Vorjahr erzielten; nur fällt auf, dass hinter Chinin die eine, wenn auch abnorme Blüthe entstand; dies geschah jedoch am Südfenster, wo die Zersetzung und Bräunung der Lösung bereits weiter fortgeschritten war, als bei den anderen.

In den nächsten 14 Tagen bis zum 30. Juni trat die erwähnte Wendung im Verlauf der Vegetation hinter den Chininlösungen ein, die ich bis auf Weiteres, da ich eine andere Ursache nicht finde, dem Verderben der Chininlösungen zuschreibe.

Wie auffallend die Veränderung an den Pflanzen war, nachdem die Chininlösungen sich gebräunt hatten, zeigt folgender Befund am 30. Juni

#### I. Ostfenster im 2. Stock:

hinter Wasser: 5 Blüten offen,  
„ Chinin: 3 Blüten offen, einige frische Knospen.

#### II. Ostfenster im 3. Stock:

hinter Wasser: 11 Blüten offen, 3 beginnen sich zu öffnen,  
„ Chinin: beginnen 5 Blüten aufzublühen, gesunde junge Knospen.

#### III. Südfenster im 3. Stock:

hinter Wasser: 9 Blüten offen,  
„ Chinin: 2 Blüten offen.

Seit 15. bis 30. Juni haben sich also im Ganzen gebildet:

hinter Wasser: 18 Blüten,  
„ Chinin: 9 Blüten.

Allerdings ist auch dieser Unterschied noch recht beträchtlich.

Es mag nun weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, warum hinter den gebräunten Chininlösungen eine, wenn auch sehr verminderte Blütenbildung erfolgt; dagegen kann aber auch behauptet werden:

So lange bei dem Versuch von 1884 die Chininlösungen unverändert waren, hat hinter ihnen keine Blütenbildung stattgefunden.

### Versuch von 1886.

Diese Versuche wurden mit denselben Kulturkästen wie 1884 angestellt. Dagegen wurde den Chininlösungen nur so viel Schwefelsäure zugesetzt, als zur Auflösung des schwefelsauren Chinins nöthig war.

Mehr als dies fällt in's Gewicht, dass die Apparate diesmal sämmtlich an die Nordfenster (im 1. Stockwerk) des Hauses gestellt wurden, wo direktes Sonnenlicht (auch gegen Abend) sie nicht treffen konnte.

Je ein Paar gleichartiger Kästen stand in einer Fensteröffnung dicht neben einander.

Die Chininlösungen blieben in den ersten 10 Wochen vollkommen wasserklar; als sie später anfangen sich zu bräunen, wurden diejenigen in den Holzkästen entleert und durch neue Lösung ersetzt, während die in dem Eisenkasten nicht erneuert wurde und an Bräunung ein wenig, doch kaum merklich zunahm.

Am 26. April wurden in jeden Kasten 3 Töpfe (10 cm hoch und weit) mit je drei keimenden Samen (in humoser Gartenerde) gestellt; die Keime begannen soeben die Erddecke zu heben.

Das Wachsthum war Anfangs sehr langsam, später kräftig. Ende Mai war kaum ein deutlicher Unterschied zwischen den Pflanzen hinter Wasser und denen hinter Chinin wahrzunehmen, wenn man je ein zusammengehöriges Paar von Kästen verglich. — Daun kam im Juni wochenlang kühles Wetter (bis 8° C. zu Mittag sinkende Temperatur) mit meist trübem Licht, wobei die Pflanzen wenig assimilirten und ein wenig etiolirten; die schön grünen Blätter erreichten aber doch 17—18 □ cm Fläche. Ich muss dabei jedoch bemerken, dass gleich alte, in gleich grossen Töpfen, an einem gleichen Nordfenster ohne Bedeckung erwachsene Pflanzen nur ebenso grosse Blätter hatten.

Am 28. Juni (also 8 Wochen nach der beginnenden Keimung) wurde Folgendes aufgezeichnet:

#### Erstes Paar Kästen (I.):

hinter Wasser: kleine, gesunde Blütenknospen,

„ Chinin: auch nicht die kleinste Blütenknospe bemerkbar.

#### Zweites Paar Kästen (II.):

hinter Wasser: eine schöne Blüthe offen, eine zum Oeffnen bereit.

„ Chinin: keine Blütenknospe erkennbar.

#### Drittes Paar (eiserne) Kästen (III.):

hinter Wasser: 4 Blüthen offen,

„ Chinin: keine Blüthe, aber einige winzig kleine, kaum



0,5 mm lange Knospen, obgleich hier die Blätter etwas kräftiger als hinter Wasser.

Am 5. Juli (I., II., III. wie vorhin):

- I. hinter Wasser: eine Blüthe offen,  
 „ Chinin: keine Blüthe, winzig kleine Knospen verdorben.
- II. hinter Wasser: 3 Blüthen offen,  
 „ Chinin: keine Knospe sichtbar.
- III. hinter Wasser: 3 welke und 2 frische Blüthen, diese sehr schön,  
 „ Chinin: eine Blüthe! doch auffallend klein; eine weitere Blüthe hat sich nicht gebildet.

Am 11. Juli:

- I. hinter Wasser: 2 Blüthen offen, grosse Knospen,  
 „ Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.
- II. hinter Wasser: 5 welke und 10 frische Blüthen,  
 „ Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.
- III. hinter Wasser: 3 welke und 2 frische Blüthen,  
 „ Chinin: die Blüthe vom 5. Juli welk.

Am 13. Juli: die ein wenig fahl gewordenen Chininlösungen in I. und II. durch neue ersetzt.

Am 15. Juli:

- I. hinter Wasser: 5 Blüthen offen, viele grosse, 3—6 mm lange Knospen.  
 „ Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.
- II. hinter Wasser: 9 gewelkte, 8 frische Blüthen, grosse Knospen,  
 „ Chinin: keine Blüthe, keine Knospe.
- III. hinter Wasser: 4 gewelkte, 1 offene Blüthe, 3 Blüthen soeben sich öffnend; grosse Knospen,  
 „ Chinin: einige 2—3 mm lange Knospen, die oben verdorben, gelb.

Am 16. Juli wurden in I. und II. einige frische Blüthen mit den Antheren von im Garten erwachsenen Pflanzen bestäubt, um zu sehen, ob Fruchtsatz eintreten werde; dies geschah auch an den Blüthen, die Früchte wurden ganz normal in Grösse und Form, doch nicht reif, da der Versuch vorher unterbrochen wurde.

Am 20. Juli (seit 16. Juli warmes, sonniges Wetter):

- I. hinter Wasser: 2 welke und 7 frische Blüthen,  
 „ Chinin: sehr kleine Blütenknospen an den Gipfeln.
- II. hinter Wasser: 14 alte, verwelkte, 5 frische Blüthen,  
 „ Chinin: keine Blüthe, an einem der Gipfel 5 sehr kleine Knospen.

- III. hinter Wasser: 7 welke, 5 frische Blüten, grosse Knospen,  
 „ Chinin: an den Gipfeln einige sehr kleine grüne Knospen.

Am 28. Juli:

- I. hinter Wasser: 10 verwelkte, 5 frische Blüten; eine Frucht  
 von normaler Grösse und Form,  
 „ Chinin: einige 2—3 mm lange Knospen.  
 II. hinter Wasser: 21 verwelkte, 2 frische Blüten,  
 „ Chinin: keine Blüte und keine Knospe.  
 III. hinter Wasser: 9 verwelkte und 7 frische Blüten, eine unreife normale Frucht,  
 „ Chinin: an den Gipfeln einige kleine, frische Knospen;  
 ältere sehr kleine Knospen vergilbt.

Am 29. Juli wurde der Versuch beendet; die Pflanzen über der Erde abgeschnitten und folgendes notirt:

Auch die zuletzt hinter Wasser entstandenen Blüten sind ganz normal geformt und gefärbt, gerade so gross und schön, wie bei Pflanzen, welche in gleich grossen Töpfen frei am Nordfenster standen.

Die Pflanzen hatten vor einigen Wochen in den Kästen Gestelle erhalten, um nicht unter der eigenen Last umzusinken; sie füllten den Raum der Kästen sozusagen aus, waren vielfach durcheinander geschlungen und nach dem Herausnehmen schwierig zu entwirren.

Pflanzen hinter Wasser.

In I. hatte eine nicht gekeimt, 2 Pflanzen sind kümmerlich entwickelt und haben nicht geblüht; demnach haben von den 9 Samenkörnern nur 6 blühende Pflanzen erzeugt und diese zusammen 16 Blüten gebracht.

Im II. haben alle 9 Pflanzen geblüht und zusammen 23 Blüten gebracht.

Im III. haben von den 9 Pflanzen 4 gar keine Blüten, wohl aber Knospen; die 5 anderen Pflanzen haben zusammen 17 Blüten erzeugt.

Im Ganzen sind also an 20 Pflanzen 56 Blüten entstanden, wogegen an **26 Pflanzen hinter Chininlösung** (eine von den 27 war verkümmert) nur eine verkümmerte Blüte entstanden war.

Die längsten Sprossachsen waren:

hinter Wasser: 2,2—2,5—2,8 m lang,

hinter Chinin: 2,2 m.

Die Zahl sämtlicher Blätter, nach der Ernte gezählt:

hinter Wasser: 511 (bei den blühenden Pflanzen),

hinter Chinin: 450.

Das Frischgewicht:

hinter Wasser: der 20 geblühten Pflanzen = 263 g (pro Pflanze = 13 g),

hinter Chinin: der 26 Pflanzen = 231 g (pro Pflanze = 9 g).

Die Trockengewichte wurden nicht bestimmt.

Von sämtlichen Blättern in allen 6 Kästen waren bei der Ernte nur noch ungefähr die halbe Zahl und zwar die jüngeren frisch grün; die älteren waren der Altersreihe nach ausgesogen, gelb, wie es bei Versuchspflanzen mit mangelhafter Beleuchtung und in kleinen Töpfen immer zu geschehen pflegt.

Die mittlere Grösse der frischen Blattflächen betrug:

hinter Wasser: 12,56 qcm,

hinter Chinin: 12,65 qcm.

#### Betrachtung der Ergebnisse der bisher gemachten Versuche.

Sowohl hinter Wasser wie hinter Chininlösung brachten die Pflanzen keine vegetative Achselsprosse (Laubsprosse) hervor; nur die schwach gewachsenen hatten aus den Achseln der Kotyledonen schwache Laubtriebe gebildet. Offenbar spricht sich darin nur die Schwäche der Vegetation überhaupt aus, wie sie durch den beengten Raum in den Kästen, durch die geringe Lichtmenge hinter den Cuvetten und durch die Beengung der Wurzeln in den kleinen Blumentöpfen veranlasst wurde.

Das zu geringe durch die Cuvetten fallende Lichtquantum darf auch als die alleinige Ursache davon gelten, dass alle Versuchspflanzen ein wenig étiolirt waren, d. h. ihre Sprossachsen und Blattstiele waren länger als bei freiem Wuchs unter sonst gleichen Umständen. Die Blattflächen dagegen waren ebenso gross wie im letzteren Fall, auch ebenso kräftig grün; nur waren sie, wie immer unter ähnlichen Umständen, zarter, als an freier Luft.

Diese Folgen des partiellen Lichtmangels in den Kästen machen sich, wie die mitgetheilten Zahlen lehren, etwas stärker hinter klarer, nicht gebräunter Chininlösung als hinter Wasser geltend; die Stengel sind mehr verlängert, auch wohl etwas dünner, das Gewicht der Pflanzen etwas kleiner; allein die Grösse der Blattfläche ist kaum geringer, als hinter Wasser. Ueberhaupt sind die Verschiedenheiten so gering, dass sie erst bei der Messung und Wägung auffallen; das Aussehen der Pflanzen in den Kästen lässt kaum erhebliche Differenzen erkennen. — Auch wäre es unrichtig, diese kleine Differenz zu Ungunsten der Pflanzen hinter Chinin für die Ursache des Unterbleibens der Blütenbildung zu halten; denn Pflanzen derselben Art, welche viel ungünstiger situirt sind, deren Ernährung viel mangelhafter ist, blühen doch reichlich.

Die Zurückdrängung der Blütenbildung hinter Chinin kann daher nur einer ganz specifischen Wirkung des seiner ultravioletten Strahlen beraubten Lichtes zugeschrieben werden, oder richtiger gesagt, die Blütenbildung ohne Vermittelung des Chinins ist eine Folge der Einwirkung der ultravioletten Strahlen.

Nun musste ich freilich zwei Fälle verzeichnen, wo auch hinter klarer Chininlösung eine einzelne Blüthe entstand; allein die wahre Ursache dafür



ist noch nicht aufgefunden; ebenso unerklärlich ist einstweilen, warum 1884, nachdem die Chininlösungen sich gebräunt hatten, eine ziemlich lebhaftere Blütenbildung hinter ihnen eintrat.

Wenn man jedoch im Verlaufe dreier Sommer die Versuche verfolgt hat, so machen dieselben den Eindruck, dass bei normalem Verlauf derselben durch die Intervention des Chinins, durch die Wegnahme der ultravioletten Strahlen, die Blütenbildung verhindert wird.

Selbstredend wird es nun darauf ankommen, dieses Resultat weiter zu prüfen, auch andere zu dem Versuch geeignete Pflanzen zu beobachten. Ich muss dabei aber auf Grund meiner alten und vielfältigen Erfahrungen sogleich auf eine Quelle von Irrthümern hinweisen, denen diejenigen ausgesetzt wären, die nun sofort irgend eine beliebige Pflanze hinter Chinin setzen und den Erfolg betreffs der Blütenbildung beobachten wollten. Wollte man Knollen, Zwiebeln und Rhizome dazu benutzen, so würde man in vielen Fällen voraussichtlich hinter Chinin ebenso schöne Blüten bekommen, wie hinter Wasser und im gewöhnlichen Tageslicht; denn in diesen Fällen, wie bei Tulpen, Hyacinthen, Crocus, Iris u. s. w., sind die Blüten schon längst angelegt und kommen, wie ich bereits 1863 bewiesen habe<sup>1)</sup>, auch in tiefer Finsterniss zur vollen Kraft und Entfaltung. Aber sie brauchen nicht einmal als Knospen angelegt zu sein; es genügt, dass blüthenbildende Stoffe in den Reservestoffbehältern enthalten sind, um die Blütenbildung auch im Finstern, also auch ohne ultraviolette Strahlen, zu ermöglichen. Es muss also, wenn derartige Versuche irgendwie mitreden sollen, vorher konstatirt werden, ob die Versuchspflanzen in dem Zustand, wie man sie verwenden will, nicht auch in tiefer Finsterniss noch Blüten bilden, was ja, wie ich (l. c.) gezeigt habe, häufig genug geschieht.

Es handelt sich bei den Chininversuchen nicht bloss darum, ob schon vorhandene Blütenknospen, wenn auch noch so klein, ohne ultraviolette Strahlen sich entfalten können, sondern darum, ob erste Anlage und Entfaltung derselben stattfindet. Meine Beobachtungen zeigen nun, dass häufig schon die erste, mit unbewaffnetem Auge sichtbare Anlage von Blütenknospen unterbleibt, dass diese jedoch häufig stattfindet, dass dann aber die noch sehr jungen Knospen absterben.

Nach den in meinen Aufsätzen über „Stoff und Form“ dargelegten Grundsätzen<sup>2)</sup> komme ich nun zu dem Schluss, dass die ultravioletten Strahlen in den grünen Blättern (neben der durch die gelben und benachbarten bewirkten Assimilation) noch eine andere Wirkung ausüben, die in der Erzeugung blüthenbildender Stoffe besteht; diese wandern aus den

<sup>1)</sup> Beilage zur botan. Zeitg. 1863, vorausgehende Abhd. IX.

<sup>2)</sup> Arbeiten des botan. Instit., Bd. II., p. 452 und 689.

Blättern in die Vegetationspunkte, wo sie die Umbildung derselben in Blüten bewirken.

Bei den Missverständnissen, denen meine erwähnten Aufsätze in Folge der feststehenden veralteten Vorurtheile ausgesetzt gewesen sind, wird es gut sein, hier ausdrücklich zu bemerken, dass ich unter dem Ausdruck „blütenbildende Stoffe“ nicht etwa die ganze Stoffmasse (Eiweissstoffe, Kohlehydrate, Fette, Farbstoffe u. s. w.) verstehe, aus denen eine fertige Blüthe oder selbst eine junge Knospe besteht. Vielmehr nehme ich an, dass äusserst geringe Quantitäten einer oder verschiedener Substanzen (chemischer Verbindungen) in den Blättern entstehen, die es bewirken, dass die den Vegetationspunkten ohnehin zuströmenden allbekannten Baustoffe die Form von Blüten annehmen. Diese blütenbildenden Stoffe können, ähnlich wie Fermente, auf grössere Massen plastischer Substanzen einwirken, während ihre eigene Quantität verschwindend klein ist.

Zugegeben nun, dass diese meine Hypothese, die ich bereits 1863 (l. c.) im Sinn hatte<sup>1)</sup>, richtig ist, so entsteht noch die Frage, warum ich annehme, dass die specifisch blütenbildenden Stoffe nicht an Ort und Stelle, wo sie gebraucht werden, also in den Vege-

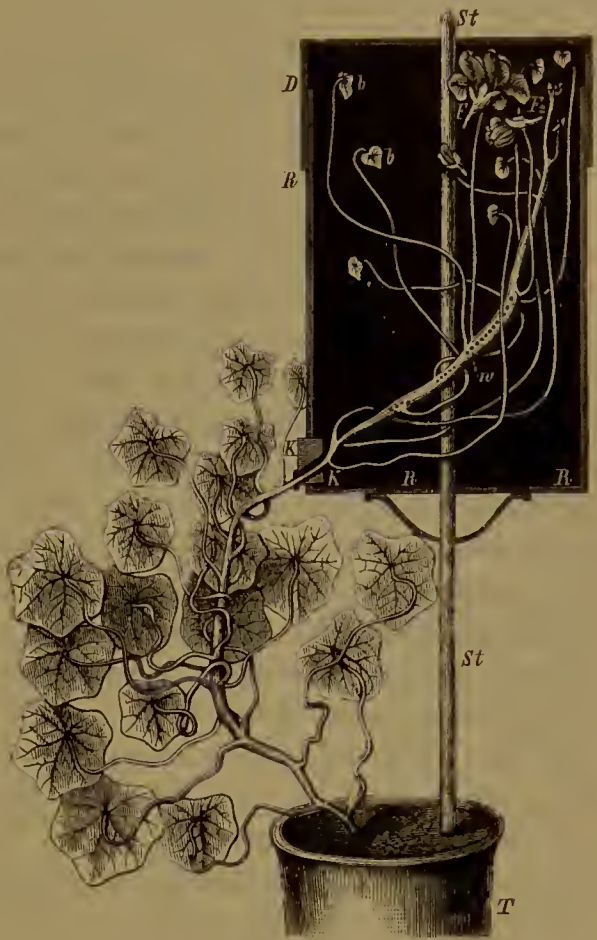


Fig. 14.

*Tropaeolum majus*; die Pflanze war vorher an einem gut beleuchteten Fenster so weit herangewachsen, dass 18 Laubblätter ausgebildet waren; nachdem alle Achselsprossen, auch die Blütenknospen entfernt waren, wurde der 2—3 cm lange Sprossgipfel durch den halbirten Kork *K* in den Raum des aus dickem Pappdeckel bestehenden Recipienten *R* eingeführt, der durch die Stange *St* getragen wird; *D* ist ein ebenfalls aus Pappdeckel bestehendes Deckstück, welches abgehoben werden kann, um den Zustand des etiolirten Sprosses im Recipienten zu besichtigen.

Ungefähr  $\frac{1}{8}$  der natürl. Grösse.

<sup>1)</sup> Vergl. Beilage zur botan. Zeitg. 1863, p. 23, sowie auch Arb. d. bot. Instit. Bd. II., p. 459.

tationspunkten der Blüten selbst, sondern in den grünen Blättern und zwar unter dem Einfluss des Lichts (resp. der ultravioletten Strahlen) entstehen.

Die Antwort auf diese Frage ist bereits in dem citirten Aufsatz von 1863 enthalten und findet ihre weitere Bestätigung in einem späteren von 1865 (Botan. Zeitung No. 15 ff.), dessen wesentlich hierher gehörige Stellen ich ebenfalls in dem II. Bd. der „Arbeiten“ p. 460 reproduziert habe. Doch wird es bei der Wichtigkeit der Sache nicht überflüssig sein, mich nochmals unter Zuhilfenahme der vorstehenden Figur näher zu erklären. Dieselbe ist dem soeben citirten Aufsatz „Ueber die Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter“ entnommen (in verkleinertem Massstab). Ich benutze dieselbe um so lieber, als es sich dabei ebenfalls um unsere Versuchspflanze, *Tropaeolum majus*, handelt. Einen ganz ähnlichen Versuch mit *Cucurbita* habe ich auch in meinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ 1882 p. 428 abgebildet. Führt man den Gipfel einer belaubten Pflanze nach Wegnahme aller Achselknospen in einen finsternen Raum ein, so wächst er dort kräftig fort, indem die Internodien und Blätter etioliren. Ist die ausserhalb des finsternen Raumes befindliche Blattfläche zu gering, oder ist bei reicher Belaubung die Licht-Intensität nicht ausreichend, so erfolgt zwar noch immer ein reichliches Wachstum vegetativer Organe im Finstern, aber die Blütenbildung unterbleibt oder sie ist abnorm kümmerlich; ja, man hat es in der Hand, durch Wechsel der Beleuchtung oder durch Wegschneiden der im Licht befindlichen Laubblätter, die Blütenbildung innerhalb des Recipienten im angegebenen Sinne zu beeinflussen. — Je reichlicher die Belaubung am Licht, je intensiver dieses selbst ist, desto reichlicher ist die Neuanlage und desto normaler und schöner die Entfaltung der Blüten am Gipfel innerhalb des finsternen Raumes, wobei zwischen den assimilirenden Blättern und dem blüthenbildenden Gipfel eine Wegstrecke (Sprosslänge) von 1 bis 3 Meter liegen kann.

Diese von mir seit 25 Jahren immer wieder von Neuem konstatierte, selbst zum Zweck der Demonstration in meinen Vorlesungen benutzte Thatsache lässt, wie ich meine, keinen Zweifel darüber, dass die blüthenbildende Substanz in den grünen Blättern unter dem Einfluss des Lichts entsteht. Was aber die hier beschriebenen Chininversuche betrifft, so zeigen sie, dass es betreffs der Blütenbildung nicht allein auf die der Assimilation dienenden gelben und benachbarten Strahlen, sondern vor allem auf die der Assimilation gleichgiltigen ultravioletten Strahlen ankommt.

Wir kennen also jetzt drei in ihrer physiologischen Wirkung wesentlich verschiedene Regionen des Sonnenspektrums: die gelben und benachbarten Strahlen bewirkendie Kohlensäurezersetzung (resp. Stärkebildung); die blauen und sichtbaren violetten wirken als Bewegungsreize, die ultravioletten erzeugen in den grünen Blättern die blüthenbildenden Stoffe.



Es liegt nun aber der Einwand sehr nahe, dass bei den nicht chlorophyllhaltigen Phanerogamen, den Parasiten und Humusbewohner, doch auch Blüten entstehen, während die hier geltend gemachten Erwägungen auf sie offenbar keine Anwendung finden. Ich möchte dagegen nur bemerken, dass ja dasselbe Resultat in der organischen Welt sehr oft auf verschiedenen Wegen erreicht wird; selbst die so überaus wichtige Chlorophyllbildung welche bei den Angiospermen und Equiseten vom Lichte vermittelt wird, findet bei den Keimblättern der Koniferen und bei den Farnblättern in tiefer Finsterniss statt. Bei den chlorophyllfreien Pflanzen mögen also blüthenbildende Stoffe ohne direkte Einwirkung des Lichts entstehen; das schliesst aber nicht aus, dass ihre Entstehung bei normalen grünen Pflanzen vom Licht und speziell von den ultravioletten Strahlen abhängt.

In all diesen Erwägungen ist noch viel Problematisches und Hypothetisches; ich wollte sie aber trotzdem nicht verschweigen, weil erst durch sie die mitgetheilten Thatsachen ein allgemeines Interesse erlangen, und vor allem deshalb, weil ich eben durch derartige Ueberlegungen, die mich seit vielen Jahren beschäftigen, dazu gelangt bin, die Chininversuche anzustellen; es war keineswegs ein Zufall, der mich dazu veranlasst hätte.

Sind aber meine Versuchsergebnisse und Erwägungen richtig, so liegt in ihnen ein neues Argument für meine Ansichten über Organbildung im Pflanzenreiche, wie ich sie in den Aufsätzen über „Stoff und Form“ im 2. Bd. der „Arbeiten“ dargelegt habe.

Würzburg, 1. November 1886.

---



DRITTE ABTHEILUNG.

---

ÜBER

CHLOROPHYLL UND ASSIMILATION.

---





## XII.

Aus einer Abhandlung: „Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll“

(in der Flora, Regensburg 1862, p. 167 ff.)

mögen hier folgende Angaben aufgenommen sein:

1862.

„Ueber das genetische Verhältniss der Stärkekörner zu dem sie umschliessenden Chlorophyll ist im Allgemeinen noch nicht viel gearbeitet worden. H. v. Mohl hat schon in seiner ersten Abhandlung die Frage in Angriff genommen, und dabei mit Erfolg die Ansicht Mulders widerlegt, welcher das Chlorophyll als ein Zersetzungsprodukt der Stärke betrachtete. Nachdem H. v. Mohl gezeigt hat, dass in manchen Fällen (*Conferva glomerata*) das Chlorophyll entschieden vor dem Auftreten von Stärke, also entschieden unabhängig davon, sich bildet, bedarf Mulders Ansicht keiner weiteren Widerlegung mehr. In seiner zweiten Abhandlung (1855) führt H. v. Mohl an, dass die jungen Blätter der meisten Pflanzen reichlich Stärke enthalten, bevor sich das Chlorophyll bildet (was ich durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt finde, ich muss hinzufügen, dass überhaupt alle jungen Gewebe, was man bisher übersah, Stärke enthalten<sup>1)</sup>, sie findet sich immer im jungen Parenchym der Knospen und Wurzelspitzen, fast ohne Ausnahme und verschwindet bei der weiteren Ausbildung der Zellen, zu deren Häuten sie offenbar das Wachsthumsmaterial liefert); H. v. Mohl fährt aber fort, dass in manchen Fällen, z. B. der Oberhaut von *Stratiotes*, *aloides*, bei *Selaginella* (Stengelspitzen und junge Blätter) die Chlorophyllkörner sich ausbilden, ohne dass in den betreffenden Zellen Stärke enthalten ist; hierbei ist sogleich an *Allium Ceba* und nach Böhm an *Allium fistulosum*, *Orchis*, *Asphodelus* und *Lactuca* zu erinnern. Am Schluss dieser Abhandlung spricht sich v. Mohl entschieden darüber aus, dass das Chlorophyll nicht wie Mulder wollte, ein Umwandlungsprodukt der Stärke sei.

---

<sup>1)</sup> Wenn die Pflanzen überhaupt Stärke erzeugen.

Wenn er aber noch den Zusatz macht, dass beide unabhängig von einander sind, so kann ich dem nicht beitreten, da ich nach meinen Beobachtungen überzeugt bin, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern ein Produkt des lebendigen Chlorophylls ist, also jedenfalls von diesem abhängt. Wenn ich von dem ganz untergeordneten und physiologisch unbedeutenden sekundären grünen Ueberzug auf den Stärkekörnern beleuchteter Kartoffelknollen absehe, so glaube ich ganz allgemein die Ansicht festhalten zu müssen, dass die Stärke in dem Chlorophyll durch die assimilirende Thätigkeit des Letzteren entsteht. Daher finden wir in den jungen Chlorophyllkörnern kleine oder gar keine Stärkekörner, die um so grösser werden, je älter das Chlorophyll selbst wird. Wenn man annehmen wollte, dass das Material zu dieser Stärke schon in der Pflanze vorhanden sei und sich nur zufällig dort ablagere, so würde man sich in Widersprüche verwickeln. Nehmen wir nur einen Fall. Am Ende der Keimung, wenn die Reservennahrung des Samens zur Bildung der ersten Organe verwendet worden ist, findet sich in der ganzen jungen Pflanze, wie ich aus Untersuchungen an *Phaseolus*, *Zea Mais*, *Triticum*, *Ricinus*, *Faba* u. v. A. weiss, keine disponible Stärke mehr, eben so wenig ist Zucker oder Dextrin in der jungen Pflanze enthalten; denn alle diese Stoffe sind eben während der Keimung aufgezehrt worden. Nun beginnt die eigentliche Vegetation; es bilden sich zahlreiche Blätter, in deren unzähligen Chlorophyllkörnern sich bald Stärkekörner einfinden; woher soll das Material zur Bildung dieser Stärke gekommen sein, da sich nach vollendeter Keimung kein Kohlehydrat vorfand, aus dem sie durch blosse Umwandlung entstehen konnte? Hier bleibt nur die einzige Annahme übrig, dass diese im Chlorophyll enthaltene Stärke eben erst neu-entstanden ist; und es liegt nicht der geringste Schein von einem Grunde vor, dass sie aus anderen Theilen der jungen Pflanze in das Chlorophyll der Blätter übergetreten sei. Es bleibt daher nur die ganz einfache und natürliche Annahme übrig, dass sie da entstanden ist, wo wir sie finden, nämlich im Chlorophyll.

Diese Ansicht wird unterstützt durch folgende Thatfachen. Zunächst erscheint die erste neugebildete Stärke nach dem Verbrauch der Reservennahrung des Keimes im Chlorophyll, während sie erst später auch im Parenchym des Stammes auftritt und sich in diesem um so mehr anhäuft je älter die Pflanze wird; wir wissen ferner, dass das Chlorophyll unter dem Einfluss des Sonnenscheins die Kohlensäure zersetzt und den Kohlenstoff zurückhält. Es kann somit nur ganz natürlich erscheinen, dass in dem Chlorophyll selbst das kohlenstoffreiche Amylum entsteht und sich in seinem Inuern ablagert<sup>1)</sup>.

---

1) Weitere Nachweise für diese Ansichten habe ich in meiner Abhandlung „Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern“ beigebracht.



Das Auftreten von Stärke in jungen, noch nicht grünen Theilen macht hier keine Schwierigkeit, und kann nicht als Ausnahme betrachtet werden, denn die in den Knospen und an den Wurzelspitzen auftretende Stärke ist nachweislich nicht hier gebildet, sondern hierher gekommen um hier zum Wachsthum verwendet zu werden. Ich glaube in meiner unten genannten Arbeit den Beweis geliefert zu haben, dass die Stärke im Stamm, in den Knollen, Samen u. s. w. aus den Blättern stammt und dort allein ursprünglich erzeugt worden ist, dass überhaupt die Stärke nur allein im Chlorophyll ursprünglich durch Assimilation entsteht und dann in die übrigen Pflanzentheile übergeht, um als Reservestoff zur Erzeugung neuer Organe zu dienen, denen sie das Material zur Zellhautbildung darbietet. Bei diesen Wanderungen und Ablagerungen erleidet die aus dem Chlorophyll der Blätter kommende Stärke mannigfaltige Metamorphosen (sie geht in Stärkezucker, Dextrin, Rohrzucker, Inulin, Oel über, um dann bei der Keimung und dem Austreiben der Knospen noch weitere Veränderungen zu erfahren) und erscheint in den jungen Organen (Blättern, Stammspitzen, Wurzelspitzen) wieder als Stärke, bevor sie aufgebraucht wird und endlich verschwindet. Nach alledem betrachte ich das Chlorophyll als das Organ der Pflanze, in welchem allein die Assimilation derjenigen Stoffe stattfindet, welche die stickstofffreie Substanz der Pflanzen bilden, da alle anderen Glieder dieser Stoffreihe sich aus der Stärke der Blätter bilden können. Diese Ansicht stimmt nicht nur mit der weiten Verbreitung des Chlorophylls im Pflanzenreich, sondern sie erklärt auch, warum alle anderen Theile der Pflanze an Nahrungsmangel zu Grunde gehen, sobald das Chlorophyll der Blätter fehlt, sie steht ferner mit den Erfahrungen über die Richtung des sogenannten absteigenden Saftes (der sehr oft auch zugleich ein aufsteigender ist) in bestem Einklang und endlich ist diese Ansicht im Stande darüber Auskunft zu geben, warum man die Vertheilung der assimilirten Stoffe während verschiedener Entwicklungsphasen der Pflanzen gerade so findet, wie man sie in der That findet<sup>1)</sup>.

Den ersten Schritt zu einer derartigen Auffassung hat bereits v. Mohl in seiner ersten Abhandlung (verm. Schriften am Schluss) gethan. Die Frage, welche endliche Verwendung die viele Stärke im Chlorophyll der Blätter für die Pflanze finde, beantwortet er dahin, dass sie als Reservahrung diene, welche bei den einmal blühenden Pflanzen in die Frucht,

---

welche demnächst in Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik Bd. III erscheinen wird. Die nicht grünen Parasiten machen hier keine Ausnahme, da sie ihre Stärke und andere Nährstoffe nicht selbst bereiten, sondern aus den Nährpflanzen aufsaugen.

<sup>1)</sup> Ich muss hierbei abermals auf die Abhandlung in den Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik hinweisen, da nur ein weitläufiges Detail die oben ausgesprochenen Ansichten erläutern kann.

bei den ausdauernden in den Stamm wandert, um in der nächsten Vegetationsperiode ihre Verwendung zu finden. Jedoch halte ich für nöthig, auch zuzugeben, dass schon vor dem Schluss der ersten Vegetationsperiode eine Ableitung von Stärke aus den Blättern in den Stamm stattfindet, denn man findet hier schon lange vor dem Abfallen der Blätter reichlich Stärke (oft schon vor der Blüthe) und auch die Stärke, welche zum Wachsthum der jungen Blätter, die noch keine solche bilden können, nöthig ist, muss ja aus den alten fertigen Blättern kommen.

So lange die Blätter grün und lebenskräftig sind, so lange findet sich nach H. v. Mohl auch Amylum in dem Chlorophyll derselben; er fand es noch in den zweijährigen Blättern von *Pinus alba*, in ungefähr fünfjährigen von *Zamia horrida*; wenn sich dagegen das Blatt dem Absterben nähert so scheint mit der Verwandlung des grünen Chlorophylls in gelbes und mit der gelblichen Färbung, welche die Zellhäute selbst annehmen, meistens auch das Amylum aufgelöst zu werden, wenigstens konnte er in den meisten Fällen in abgestorbenen Blättern durch Jod keine Spur desselben mehr auffinden. Ebenso fand ich in den abgefallenen Blättern von Ulmen und Ahorn, die sonst noch saftig waren, keine Spur von Stärke mehr, sie war sammt dem Chlorophyll verschwunden. Bei einer kräftig vegetirenden Kohlrabipflanze wurden die unteren Blätter, während der Stammknollen weiter wuchs, vom Rande her gegen die dickeren Blattnerven hin langsam gelb, bis endlich auch diese und zuletzt der Stiel seine Farbe verlor, wobei aber das ganze Gewebe saftig blieb, bis das Blatt sich vom Stamm ablöste. Die gelben Stellen am Rande hatten alles Chlorophyll und die darin enthalten gewesene Stärke verloren, es fand sich nur eine geringe Zahl glänzender Körnchen im farblosen Zellsaft. Bei diesem ganz normalen, zum Leben der Pflanze gehörigen Aussaugungsprozess der älteren Blätter, bleiben die Nerven und der Stiel am längsten erhalten, weil in ihnen die Zellenschichten liegen, welche die Ueberleitung der Stoffe aus dem Mesophyll in den Stamm besorgen.

Ich habe diese allgemeineren Betrachtungen vorausgeschickt, weil ich glaube, dass durch sie die Angaben von Nägeli und Gris über die Entwicklung der Stärke im Chlorophyll erst ihre rechte Deutung finden.

Gris scheint der erste gewesen zu sein, der durch direkte Messungen die bedeutende Volumenzunahme der Chlorophyllkörner bei ihrem Wachsthum ersichtlich machte; seine Angaben über Vermehrung und Vergrößerung der in ihnen enthaltenen Stärkekörner sind aber nicht hinreichend genau.

Weit reichhaltiger sind in dieser Hinsicht die Angaben von Nägeli und Cramer <sup>1)</sup>. Auch nach Nägeli sind Stärkekörner im Chlorophyll eine so regelmässige Erscheinung, dass es zu den Ausnahmen gehört, wenn sie darin

1) Pflanzenphysiol. Untersuchungen: Stärke p. 398 ff.

fehlen. Die Chlorophyllkörner bestehen nach ihm anfangs aus grünem „Schleim“, darin treten kleine Pünktchen auf, die sich vergrössern, und dann als Stärke zu erkennen sind. Dieselben bleiben in manchen Fällen ziemlich klein, und von dem Chlorophyll umschlossen, in anderen Fällen werden sie immer grösser, sie „verdrängen“ endlich das Chlorophyll und werden frei. Dabei platten sich die in einem Chlorophyllkorn liegenden Stärkekörnchen gegenseitig ab, und bleiben zu einem zusammengesetzten Korn verbunden. In den jüngeren Röhrenzellen von *Chara hispida* sind die kleinen Chlorophyllkörner dicht gedrängt und polygonal, in den älteren Zellen sind sie viel grösser und zugleich abgerundet. Jene enthalten einige kleine, schwach begrenzte Stärkekörner, diese sind ganz von den herangewachsenen Körnern ausgefüllt, doch jedes Chlorophyllkorn besteht jetzt aus einem zusammengesetzten Stärkekorn, welches mit einer dünnen Chlorophyllschicht überzogen ist (Nägeli a. a. O. Taf. XX. Fig. 1—7). Aehnlich ist es in den Zellen am Basilar-knoten von *Chara foetida* Braun. Cramer fand im Mark- und Rindenparenchym von *Opuntia coccinellifera* wandständige, flache Chlorophyllkörner, die von 1—5 Amylumkörnern mehr oder weniger vollständig ausgefüllt werden. Nachher werden die Stärkekörner farblos. Sie sind entweder einfach und dann meist scheibenförmig, entsprechend der Form der Chlorophyllkörner, in denen sie entstanden sind, oder sie sind zusammengesetzt und dann liegen die 2—5 Theilkörner in einer Ebene. In dem grünen Blattparenchym von *Begonia* sind die Chlorophyllkörner anfangs homogen, aus grünem Schleim bestehend; wenn sie grösser geworden sind, bemerkt man darin 2—7 glänzende Pünktchen; in noch grösseren Chlorophyllkörnern liegen dann nur 1—3, selten bis 6 Stärkekörner; sie verdrängen das Chlorophyll immer mehr und zuletzt findet man sie farblos, als freie Stärkekörner. Sehr komplizirt ist nach Nägeli der Hergang bei den Zygomeen: „In dem Chlorophyllbläschen bilden sich mehrere oder viele Stärkekörner, welche in einer einfachen Schicht an dessen Wandung liegen; sie platten sich durch Druck (?) gegenseitig ab, und erscheinen, da sie aus einer ganz weissen Masse bestehen, als ein homogener Ring. Später werden die Trennungslinien deutlich und zuletzt kann ein vollkommenes Zerfallen erfolgen. Der hohle Raum innerhalb der wandständigen Stärkekörner ist zuerst mit grünem Protoplasma (mit dem Inhalt des Chlorophyllbläschens) gefüllt. Nachher tritt an dessen Stelle eine wässrige Flüssigkeit, und ein oder einige dichte Plasmakörnchen.“ Aehnlich soll es bei den Desmidiaceen z. B. bei *Closterium* sein und Nägeli vermuthet ein gleiches Verhalten bei den von A. Braun (Verjüngung p. 211) beschriebenen hohlen Stärkekörnern von *Hydrodictyon*.

Wenn es nach diesen Erscheinungen keinem Zweifel mehr unterliegen kann, dass die Stärke eine Funktion des Chlorophylls ist, und dass dabei die Substanz des Chlorophylls abgenutzt wird, so entsteht die Frage, wie



man sich dieses Verhältniss genetisch zu denken habe. Wird dabei die Substanz des stickstoffhaltigen Chlorophylls selbst, unter Ausscheidung eines stickstoffhaltigen Bestandtheiles in Stärke umgewandelt, oder giebt das Chlorophyll nur die Kräfte her, deren synthetische Thätigkeit aus anderen Stoffen die Stärkesubstanz erzeugt, auch in diesem Falle wäre eine Abnutzung des Chlorophylls denkbar und ich halte den letzteren Fall für den wahrscheinlicheren. Doeh mag es hier einstweilen genügen, die Frage angeregt zu haben.“

---

### XIII.

Aus einer Abhandlung: „**Mikrochemische Untersuchungen**“

(Flora 1862, p. 332—336)

entnehme ich folgende das Chlorophyll und die Assimilation betreffende Sätze:

„Die vorstehend mitgetheilten Beispiele und zahlreiche andere Beobachtungen in dieser Richtung dürften ihre einfachste und natürlichste Erklärung finden, wenn man annimmt, dass in dem Chlorophyll der Blätter die Stärke (oder ein Stoff von gleicher Bedeutung, wie der Zucker der Zwiebel) durch **Assimilation ursprünglich entsteht**; dass ferner Stärke, Zucker, Inulin, wo immer in der Pflanze sie sich finden, aus den Blättern kommen oder, um alle Fälle zu begreifen, aus dem Chlorophyll, ob dieses nun in Blättern oder wie bei dem Kaktus in der Rinde u. s. w. enthalten ist, dass es ferner für das Endresultat gleichgültig ist, ob die assimilierte Substanz in Form von Stärke, von Traubenzucker, Rohrzucker, Inulin oder Fett fortwandert und als Reservestoff aufbewahrt wird, da jeder dieser Stoffe aus Stärke und Traubenzucker in der Pflanze entstehen und sich wieder in diese beiden Stoffe verwandeln kann, und da das Endresultat dieser Prozesse jederzeit darin besteht, dass die genannten Stoffe als Material zum Aufbau der neuen Organe ihre bleibende Verwendung finden. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass kleinere Mengen dieser Substanzen oder ihrer Derivate sich auch in dem Cambium und in dem Urgewebe der Vegetationspunkte finden, um die Substanz zur primären Zellhaut zu liefern, in grösserer Menge findet sich aber die Stärke und der Traubenzucker erst in denjenigen Zellen, deren primäre Wand bereits gebildet ist, und die nun sich schnell vergrössern, während dieser Vergrösserung der Wände wird die Stärke z. Th. als Material dazu aufgebraucht. Welche Rolle das Protoplasma bei dieser Metamorphose spielt, ist noch nicht zu entscheiden, sicher scheint es aber, dass die stickstofffreie Substanz sich innig mit dem Protoplasma mischt, von diesem

eigenthümlich ungeändert und nun nach aussen hin als Zellstoff abgeschieden wird. So erklärt es sich, dass wir überall da, wo ein rasches Wachsthum der Zellen eintritt, schon vorher Stärke oder Traubenzucker oder einen Stoff finden, der diese beiden bildet, und warum nach eingetretener Ausbildung der Gewebe diese Substanzen verschwunden sind.

In Bezug auf die Wanderung der assimilirten Stoffe führen mich meine Beobachtungen zu der Ueberzeugung, dass sowohl die eiweissartigen als die stickstofffreien Substanzen aufwärts und abwärts die Zellengewebe durchsetzen; von dem Endosperm oder den Kotyledonen aus wandern sie fast gleichzeitig hinab in die Knospentheile, ebenso während der Vegetation von den Blättern aus, wenigstens glaube ich, dass die beschriebenen Beispiele keine andere Deutung zulassen. Wenn man bedenkt, dass die Assimilation nur unter Vermittlung des Chlorophylls bei dem Einfluss des Lichtes stattfinden kann, so ergibt sich mit Nothwendigkeit der Schluss, dass von den Blättern, überhaupt den chlorophyllführenden Theilen aus, die assimilirten Stoffe, welche allein im Stande sind, neue Organe zu bilden, diese nach den Wurzeln und den entstehenden Knospentheilen hinwandern müssen, dass also die Annahme eines bloss absteigenden Saftes unstatthaft, weil ungenügend ist. Vielmehr lässt sich allgemein der Satz hinstellen, dass die assimilirten Stoffe von den Theilen aus, wo sie entstehen oder wo sie als Reserve abgelagert sind, zu den Orten hingeleitet werden, wo sie zum Aufbau neuer Organe nöthig sind.

Als die wichtigsten Organe der Leitung der assimilirten Stoffe haben sich nach meinen Untersuchungen zweierlei Gewebeformen herausgestellt, von denen die eine die Leitung der eiweissartigen Stoffe, die andere die der Stärke besorgt. Die eiweissartigen Stoffe wandern in den dünnwandigen zwischen Bast und Cambium liegenden Zellen, den Gitterzellen, denen bereits v. Mohl diese Funktion zuschrieb, aber gewiss auch in den homologen Zellen, welche keine deutliche Gitterbildung erkennen lassen, wie bereits von Hanstein hervorgehoben wurde. Gleichzeitig wandert die Stärke in den Gefässbündelscheiden oder doch denjenigen Parenchymschichten, welche die Gefässbündel unmittelbar umgeben. Dass diese beiden Elemente der Gewebe die wichtige Funktion versehen, gleichzeitig die eiweissartigen Stoffe und einen Zellstofferzeuger, durch deren Zusammenwirken das Material zur Gewebebildung gegeben scheint, zu den Orten der Neubildung hinzuleiten, folgt nicht nur aus dem Umstande, dass diese Zellschichten die genannten Stoffe fast ohne Ausnahme enthalten, es scheint mir noch mehr daraus geschlossen werden zu müssen, weil die feinsten Anhänge der Gefässbündel, welche im Blattparenchym zwischen der oberen und unteren Schicht des grünen Parenchyms verlaufen, oft nur aus diesen Elementen bestehen. Ich habe mich überzeugt, dass in diesen feinsten Anfängen der Gefässbündel oft kein einziges Gefäss, überhaupt keine andere Zelle vorhanden ist, als ein Bündel überaus



enger cambiformer Zellen, umgeben von einer geschlossenen Scheide parenchymatischer Zellen; erst in ihrem weiteren Verlauf nehmen diese Bündel noch Gefässe und später Bastzellen auf, bis sie sich endlich zu den stärkeren Bündeln vereinigen, welche die feineren hervortretenden Nerven bilden. Sehr deutlich sind diese interessanten Bündelanfänge in den Blättern von *Zea Mais*, *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus*; schon schwieriger doch mit Sicherheit zu finden bei *Cheiranthus Cheiri*, *Begonia* sp., *Rhododendron* u. a. Ich halte diese feinsten Bündelanfänge, welche nur die beiden wichtigsten Leitungorgane, nämlich Cambiform (vielleicht Gitterzellen) und Stärkescheide enthalten, darum für wichtig, weil sie zeigen, dass alle übrigen Elemente der Gefässbündel schwinden können; es dürfte vielleicht die Annahme nicht zu gewagt erscheinen, dass diese feinsten Anfänge der Gefässbündel es sind, welche aus dem assimilirenden Parenchym der Blätter die assimilirten Stoffe aufnehmen, indem die cambiformen engen gestreckten Zellen die Eiweissstoffe, die sie umgebenden parenchymatisch aussehenden Zellen der Bündelscheiden die Stärke oder ein Derivat derselben aufnehmen und den grösseren Bündeln der Nerven zuführen. Doch ist dies eine Vermuthung.

Wenn ich übrigens den parenchymatisch aussehenden Zellen, welche die Gefässbündel unmittelbar berühren und sie begleiten, eine überwiegende Rolle bei der Leitung der Stärke zuschreibe, so soll damit nicht ausgeschlossen sein, dass nicht auch andere Parenchymzellen zu dieser Funktion wenigstens in zweiter Linie geeignet sind; doch scheint es, dass nur dann, wenn die Stärke sich massenhaft sammelt, auch das Rinden- und Markparenchym zur Fortleitung dient.

Die Stärke leitenden Schichten umgeben die Gefässbündel entweder von allen Seiten in Gestalt einer geschlossenen Scheide, wie z. B. bei den isolirten Bündeln in den Blattstielen von *Begonia*, oder sie umhüllen sie nur auf der Bastseite, also an der äusseren Kante, wie es gewöhnlich bei den Dikotylen mit im Kreis gestellten Gefässbündeln ist (*Brassica* u. m. A.) oder die stärkeführende Schicht bildet einen geschlossenen Ring auf dem Querschnitt des Stammes, welcher die isolirten im Kreis gestellten Bündel umgiebt (*Ricinus* Keim), oder endlich die stärkeführende Schicht findet sich auf der innern Seite der Gefässbündel, wie bei *Zea Mais* und *Triticum* an den isolirten Bündeln (im ersten Internodium der Keimpflanze ist ein Gefässbündelkreis vorhanden äusserlich von einem Stärkering umgeben).

Die Frage, auf welche Art die Stärke fortgelcitet wird, kann ich nicht genügend beantworten. Dass die Stärke in den Gefässbündelscheiden im

1) Meines Wissens scheinen dieselben bisher völlig übersehen worden zu sein; man erkennt sie auf sehr feinen Querschnitten der Blätter, wenn man sie mit Kali extrahirt und einige Zeit in Glycerin liegen lässt, zuweilen ist das ganze Bündel kaum so dick wie eine der umliegenden Parenchymzellen.

Zustand der Wanderung begriffen ist, scheint mir nach den Umständen, unter denen sie hier auftritt, unzweifelhaft. Dass die Körner als solche nicht die Zellwände durchsetzen, ist gewiss. Es scheint also keine andere Annahme übrig zu bleiben, als die dass die Substanz der Stärkekörner in diesen Zellen in fortwährender Auflösung und Körnerbildung begriffen ist. Die in der Zelle A befindlichen Körner lösen sich, das Lösungsprodukt geht in die Zelle B und bildet dort Stärkekörner, die abermals gelöst werden und in die Zelle C gehen u. s. w. In vielen Fällen findet man die Stärke, welche ich als transitorisch betrachte, in den Stärkeschichten der Bündel von den Blättern aus durch die Stiele, den Stamm bis zu den Bildungsherden neuer Organe hin, während weder in ihnen noch in dem umgebenden Parenchym Zucker oder Dextrin nachweisbar ist. Ja es machen die Erscheinungen den Eindruck, als ob die Zuckerbildung zur Wanderung nicht einmal nöthig sei, denn während man Zucker gewöhnlich in sehr grosser Menge an den Orten nachweisen kann, wo er verbraucht wird, wie in den sich streckenden Keimtheilen, ist er häufig während der Vegetation nicht nachzuweisen, während man die Stärke in einer Vertheilung vorfindet, die den Eindruck macht, dass sie von den Blättern aus durch die Pflanzen hindurch zu den Bildungsherden hin in Wanderung begriffen sei. Doch wäre es immerhin möglich, dass bei dem Wanderungsprozess der Stärke eine zeitweilige Umwandlung in Zucker einträte, dass aber dieses Lösungsprodukt die nächste Zelle sogleich erreicht und sich wieder in Stärke umwandelt und dass also dieser Stoff sich niemals so anhäufen kann, um mikrochemisch nachweisbar zu sein.

In wie weit meine Ansichten auf die entsprechenden Verhältnisse der Bäume Anwendung finden, mag weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Th. Hartigs<sup>1)</sup> Ringelungsversuche, bei denen die Stärkebildung in den Theilen unter der Ringwunde unterblieb oder sistirt wurde, scheinen mit meinen Ansichten zu harmoniren. Nach meinen oben mitgetheilten Beobachtungen und der ganzen hier geltend gemachten Auffassung, die aus den Beobachtungen selbst entsprungen ist, kann ich aber der von Hartig vertretenen Theorie eines doppelten Umlaufs der assimilirten Säfte, den er selbst bei einjährigen Pflanzen und sogar bei Keimen<sup>2)</sup> annimmt, in keiner Weise beitreten, es giebt meiner Ansicht nach nicht eine einzige Thatsache, welche eine solche Annahme bei Keimen und einjährigen Pflanzen rechtfertigt, und selbst für die Bäume möchte ich Hansteins Meinung<sup>3)</sup>, der sich schon gegen Hartig erklärte, in diesem Punkte beitreten. Indessen lässt sich eine

1) Botanische Zeitung 1858, p. 338.

2) Botanische Zeitung 1862, p. 83.

3) Versuche über Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus von Johannes Hanstein in Pringsheim's Jahrbüchern für wiss. Botanik II. Bd., p. 392, die hier angezogene Aeusserung Hanstein's auf p. 404.

eingehende Diskussion über Hartigs, Hansteins und meine Beobachtungen und Ansichten nicht wohl in gedrängter Form geben, und mag einer anderen Gelegenheit vorbehalten bleiben.

Bonn, den 8. April 1862.

### Zusatz 1892.

Ausführlicher und mit speziellen Litteraturnachweisungen habe ich die in dem vorausstehenden Aufsatz behandelten Thatsachen dargestellt in der Abhandlung: „Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern“ in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik Bd. III., 1863.

---



## XIV.

### Aus einer Abhandlung: „Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls“

(Flora 1863, p. 193 ff.)

lasse ich hier den 2. Abschnitt folgen, weil er ausschliesslich That-  
sachen darstellt und diese selbst ein sogar jetzt noch wenig gekanntes  
Moment in der Biologie der Pflanzen betreffen.

1863.

#### Die Entleerung der Blätter im Herbst.

Die auffallende und beziehungsreiche Erscheinung der herbstlichen Entlaubung wurde in ihrem wissenschaftlichen Interesse noch gesteigert durch Feststellung der Thatsache, dass das vegetative Leben bei dieser Ablösung der Blätter aktiv betheilig ist, indem, wie H. v. Mohl zeigte, durch einen eigenthümlichen Bildungsprozess die „Trennungsschicht“ entsteht (H. v. Mohl, die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen: botan. Zeitung 1860, Nr. 1). Ihren physiologischen, befriedigenden Abschluss gewinnt die Erscheinung durch die nicht minder merkwürdige Wahrnehmung, dass die werthvollen, in einer ferneren Vegetationsperiode noch verwendbaren Substanzen aus den Blättern erst in die ausdauernden Theile übergehen, bevor die Ablösung eintritt, so dass nur das entleerte Zellengerüst des Blattes abgeworfen wird.

Ich untersuchte die Blätter in verschiedenen Stadien ihrer herbstlichen Veränderung vor und während dem Abfallen in Bezug auf das Verhalten des Chlorophylls und der darin eingeschlossenen Stärke. Die Beobachtungen betreffen allerdings nur sieben Species, die aber sehr verschiedenen Familien angehören. Ohne Zweifel werden weitere Untersuchungen noch viel Neues in dieser Richtung zur Kenntniss bringen, doch stimmen meine Wahrnehmungen an den sieben sehr verschiedenen Formen in mehreren wichtigen Punkten soweit überein, dass ich annehmen darf, die Resultate werden sich dem allgemeinen Gesetz wenigstens annähern.

Die an *Aesculus Hippocastanum*, *Dioscorea Batatas*, *Vitis vinifera*, *Sambucus niger*, *Populus pyramidalis*, *Robinia Pseud-Acacia* und *Morus alba* gemachten Beobachtungen (siehe unten) führen zu folgenden allgemeinen Sätzen:

1. Bevor die Blätter abfallen, verschwindet das Chlorophyll und die darin enthaltene Stärke vollständig aus den Blattzellen<sup>1)</sup>; es wäre eine ganz ungerechtfertigte Annahme, zu glauben, dass diese Gebilde wirklich zerstört würden und vielleicht, woran man etwa denken könnte, durch eine langsame Verbrennung sich verflüchtigen. Der Umstand, dass die Entleerung vor dem Abfallen beendet ist, dass während der Entleerung die Gewebe des Blattstiels offenbar mit Fortleitung von Stärke und protoplasmatischer Substanz beschäftigt sind, da diese Stoffe in den Leitzellen und gewissen Parenchymschichten sich bis zur Zeit des Abfallens nachweisen lassen, stimmt sehr gut mit der Ansicht, dass die genannten Substanzen, indem sie aus dem Blattgewebe verschwinden, durch den Blattstiel in den Zweig und Stamm übergehen, um daselbst als Reservenahrung abgelagert zu werden. Es wäre eine unbegreifliche Verschwendung der eigenthümlichsten Kräfte der Vegetation, wenn die in den Blättern enthaltenen Stoffe, deren Bedeutung für das Wachsthum wir wenigstens im Allgemeinen kennen, geradezu zerstört würden, während die Auswanderung dieser Stoffe in den Stamm zum Zweck der Aufbewahrung für spätere Verwendung ein schönes Beispiel von der inneren Oekonomie der Pflanzen liefert.

2. Die Blätter bleiben während der Auswanderung des Chlorophylls und der Stärke saftig; selbst nach dem Abfallen findet man die Zellen mit farbloser Flüssigkeit strotzend erfüllt.

3. In jeder Mesophyllzelle bleibt nach völliger Auswanderung des Chlorophylls und der Stärke eine grössere Zahl kleiner intensiv gelb gefärbter, fettglänzender Körnchen übrig. Der Masse nach können diese Körnchen wohl kaum den 40.—50. Theil des früheren Gehaltes von Chlorophyll und Stärke ausmachen, sie sind also nur als ein unbedeutendes Residuum zu betrachten. Ihre Substanz ist von der des Chlorophylls und der Stärke wesentlich verschieden; ihr gelber Farbstoff ist in Alkohol löslich, es bleiben nach der Extraktion die entfärbten Körnchen in ihrer früheren Grösse zurück; c. c. Schwefelsäure greift sie nur langsam an, kochende Kalilösung verwandelt sie in eine bräunliche schmierige Masse. Manchmal finden sich ausser diesen grössere ölartige Kugeln (*Sambucus*, *Populus*), die schon vor der völligen Auswanderung des Chlorophylls in den Zellen auftreten. Von Blättern, welche im Herbst roth werden, habe ich versäumt, einige Beispiele zu untersuchen, doch ist zu vermuthen, dass auch bei ihnen in dem rothen Zellsaft die gelben Körnchen sich finden werden.

<sup>1)</sup> Nur in den Spaltöffnungszellen bleibt Stärke in den abfallenden Blättern.

4. Die herbstliche Veränderung scheint immer zuerst bei den ältesten Blättern anzufangen; an demselben Baume dauert die Entleerung und das Abfallen einige Wochen, indem nach und nach die einzelnen Blätter an die Reihe kommen; jedes einzelne scheint nur wenige Tage zu seiner Entleerung zu bedürfen; doch sind darüber noch genauere Untersuchungen zu machen.

5. Im Allgemeinen kann man wohl das fahle gelbgrüne Aussehen der Blätter als das Zeichen betrachten, dass die Resorption des Chlorophylls schon begonnen hat; jederzeit fand ich, wenn die Färbung in ein entschiedenes Gelb übergegangen war, das Chlorophyll aus den Blattzellen vollständig verschwunden; dagegen ist aber die rein grüne Färbung der Blätter im September und Oktober kein Beweis, dass ihr Chlorophyll noch normal vorhanden sei, denn in gewissen Fällen wird die Form der Chlorophyllkörner zerstört, sie gehen in eine formlose schön grüne Masse über, so dass die Färbung des Blattes noch nicht alterirt ist, obgleich die Form der Chlorophyllkörner zerstört sein kann.

Es sind vier verschiedene Prozesse, welche bei der Entleerung der Blätter stattfinden: 1. Die Zerstörung der äusseren Form der Chlorophyllkörner, 2. die Zerstörung der grünen Färbung, 3. die Auswanderung der Chlorophyllsubstanz, 4. die Auswanderung der Stärke. Die sieben untersuchten Pflanzen zeigen, dass diese einzelnen Prozesse in verschiedener Weise sich kombiniren können, die sich folgendermassen bezeichnen lassen:

a) Die Form der Chlorophyllkörner wird zugleich mit ihrer Farbe zerstört; die Chlorophyllmasse verschwindet zugleich mit der darin enthaltenen Stärke (*Aesculus*, *Dioscorea*).

b) Die Form der Chlorophyllkörner wird zuerst zerstört, die Stärke verschwindet, die Färbung erhält sich noch einige Zeit am formlos gewordenen Chlorophyll (*Vitis*).

c) Die Stärke verschwindet zuerst, während Form und Farbe der Chlorophyllkörner sich noch einige Zeit erhalten (*Sambucus*, *Populus*, *Robinia*).

d) Die Form der Chlorophyllkörner wird zuerst zerstört, dann die Färbung, erst zuletzt verschwindet die entfärbte Chlorophyllsubstanz mit der Stärke (*Morus*).

Sowie bei der Entstehung der Chlorophyllkörner der Gestaltungsprozess, die Färbung und endlich die Bildung der Stärkeeinschlüsse nicht immer gleichzeitig stattfinden, so zeigt sich auch bei der herbstlichen Veränderung der Blätter ein ungleichzeitiges Eintreten der verschiedenen Momente; ich zeigte z. B. früher<sup>1)</sup>, dass es grüne Chlorophyllkörner giebt, die noch keine Stärke enthalten (bei vorher etiolirten Pflanzen, die noch nicht hinreichend lange dem Licht ausgesetzt waren), aber später solche bilden, und der hier

---

1) Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern. Botan. Zeitg. 1862, p. 366.



unter e) genannte Fall zeigt, dass es grüne Chlorophyllkörner giebt, die vorher Stärke enthielten, sie aber verlieren und dann selbst zu Grunde gehen. Während jene Beobachtung nebst den damit zusammenhängenden Umständen beweist, dass das Amylum als Assimilationsprodukt im Chlorophyll sekundär entsteht, beweist der unter c) genannte Fall, dass dieses Amylum sich aus dem Chlorophyllkorn entfernen kann. Beides zusammen gestattet aber die Annahme, die ich schon früher auf andere Weise zu begründen suchte, dass während der Vegetationszeit im Chlorophyll immerfort Stärke gebildet wird, dass sie aber auch immerfort von dort aus den übrigen Theilen der Pflanze zufließt, indem der Verlust durch Neubildung im Chlorophyll ersetzt wird, bis endlich im Herbst die assimilirende Thätigkeit aufhört und die zuletzt gebildete Stärke auswandert, ohne durch neue ersetzt zu werden.

Im Folgenden stelle ich die Beobachtungen zusammen.

### 1. *Aesculus Hippocastanum*.

Am 19. Oktober 1862 wurden grüne, fahl gelbgrüne und ganz gelbe Blätter von einem Baume abgenommen, einige von jeder Sorte frisch untersucht, die anderen in starken Alkohol gelegt und dann nach 21 Tagen untersucht.

a) Grüne Blätter: Chlorophyllkörnern in allen Zellen noch normal aussehend, sehr dicht gedrängt, intensiv grün.

Die in Alkohol entfärbten Blätter lassen die Form der Chlorophyllkörner noch sehr deutlich sehen, sie enthalten viel Stärke<sup>1)</sup>. Im Blattstiel sind Leitzellen von sehr engem Lumen in schmale Bündel zusammengeordnet, zwischen denen weitere, stärkeführende Zellen liegen; die Zellen zwischen den Gefässreihen jedes Gefässbündels im Blattstiel führen ebenfalls Stärke; die Bastzone ist von einer stärkeführenden Schicht umgeben.

b) Fahlgrüne, gelbliche Blätter: Im wandständigen Chlorophyll treten Lücken auf, die Körner verlieren ihre polygonale Form, runden sich ab, treten von der Wand weg; sie werden missfarbig; einzelne Chlorophyllkörner zerfallen in viele einzelne, kleine, glänzende Körnchen; in derselben Zelle sieht man oft noch einzelne wohl erhaltene Chlorophyllkörner neben gelben, fettglänzenden Körnchen; zuweilen bildet sich ein grüner grosser Klumpen ohne bestimmte Form in der Zelle.

Die mit Alkohol entfärbten Blätter dieser Sorte lassen jene Formveränderungen noch deutlich erkennen; Stärke findet sich im Mesophyll der Oberseite überall, doch sehr wenig, ob in Körnern ist fraglich; in den Zellen

---

<sup>1)</sup> Die Stärke wurde immer an den Alkoholexemplaren nachgewiesen; feine Schnitte der extrahirten Blätter in Kalilösung erwärmt, dann mit Wasser sorgfältig ausgesüsst, mit Essigsäure neutralisirt und endlich Jodtinktur zugesetzt; vergl. Flora 1862, No. 19 und 20.

der Unterseite fehlt sie meist; im Gewebe des Stiels ist nur wenig Stärke in den zwischen den Leitzellen liegenden weiteren Zellen und in der Stärke führenden Schicht, welche die Bastzone umgiebt, in beiden nur spurweise.

e) Ganz gelbe Blätter: frisch: die Zellen enthalten intensiv gelbe fettglänzende Körnchen, ohne Ordnung im Lumen zerstreut; die Zerstörung tritt, wie an Uebergangszellen zu sehen ist, zuerst im schwammigen Gewebe der Unterseite auf.

Die in Alkohol aufbewahrten zeigen im Mesophyll keine Spur von Stärke mehr, doch ist solche noch in den Porenzellen; im Stiel sind ebenfalls nur noch undeutliche Spuren von Stärke in den die Leitzellenbündel umgebenden Zellen.

## 2. *Dioscorea Batatas*.

Am 19. Oktober 1862 wurden dunkelgrüne, fahl grünlich gelbe und rein gelbe Blätter abgenommen; von jeder Sorte einige frisch untersucht, die anderen nachdem sie 20 Tage in Alkohol gelegen.

a) Dunkelgrüne Blätter eines jungen Zweiges zeigten ganz normal aussehende wandständige Chlorophyllkörner. Die mit Alkohol entfärbten Blätter liessen ihre Chlorophyllkörner ebenfalls der Form nach noch deutlich erkennen; nach Behandlung mit Kali, Essigsäure, Jod, findet man scharf begrenzte, violette Stärkekörner an Stelle der wandständigen Chlorophyllkörner; im Blattstiel war keine Stärke zu finden, ausser in den Porenzellen.

b) Fahl grünlich gelbe Blätter: in den Zellen der Oberseite war die Form der Chlorophyllkörner noch gut erhalten, ihre Färbung fahlgrün, an Grösse hatten sie abgenommen; das schwammige Gewebe der Unterseite zeigte die Chlorophyllkörner nicht mehr, statt ihrer fand sich in jeder Zelle ein grosser fahlgrüner Klumpen von formlos gewordener Chlorophyllmasse.

Die in Alkohol entfärbten Blätter waren nicht farblos, sondern bräunlich gelb geworden; stellenweise liessen auch sie noch Chlorophyll erkennen, sonst fand sich in jeder Zelle ein Klumpen gumöser protoplasmatischer Substanz, offenbar formlos gewordenes und durch den Alkohol entfärbtes Chlorophyll. Nach Behandlung mit Kali, Essigsäure und Jod war stellenweise in einzelnen Zellen noch ein wenig Stärke zu sehen; im Blattstiele keine Stärke.

e) Ganz gelbe Blätter: die Chlorophyllkörner ganz verschwunden; statt ihrer zahlreiche, ziemlich grosse gelbe Körnchen, deren jedes aus mehreren kleinen besteht. Nach längerer Einwirkung von Schwefelsäure wurden sie farblos und kleiner, in jeder Zelle wurden dann ein äusserst feiner körniger Sehlauch sichtbar; ein halbstündiges Liegen in Kalilösung (kalt) veränderte weder Farbe noch Form der Körnchen.

Bei den in Alkohol aufbewahrten Blättern waren die Körnchen in Klumpen zusammengezogen; Stärke fand sich nur noch in den Schliesszellen, sonst nicht.

3. *Vitis vinifera*.

Am 19. Oktober 1862 wurden gleichzeitig Blätter von völlig grüner Färbung, von fahl gelblich grünem Aussehen und vollständig gelb gewordene abgenommen. Von jeder Sorte einige frisch untersucht, die anderen in Alkohol aufbewahrt.

a) In den noch ganz grünen Blättern (frisch) enthielten die Mesophyllzellen nur noch an einzelnen Stellen wandständige Chlorophyllkörner, in den übrigen Zellen hatten sie ihre Form verloren, sie waren in ein formloses, grünes feinkörniges Plasma übergegangen, welches die Wand auskleidete. In manchen Zellen fanden sich grüne ölartige Tropfen; diese Blätter wurden durch mehrwöchentliches Liegen in Alkohol (80–90%) nicht farblos, sondern gelb: in den Mesophyllzellen liess sich nirgends Stärke nachweisen, doch fanden sich noch geringe Mengen in den Leitzellen grösserer Blattnerven; im Blattstiel fand sich noch viel Stärke in der die Gefässbündel umgebenden Schicht.

b) Ein fahlgrünes Blatt (frisch) verhielt sich fast ebenso, das Chlorophyll war noch formloser, seine Färbung fahl; die Oeltropfen in der Mittelschicht des Mesophylls zahlreicher als früher.

c) Gelbe Blätter enthielten im Mesophyll grünlich gelbe fettglänzende Körnchen in grosser Menge; sie verschwinden mit Schwefelsäure und stellenweise treten Oeltropfen auf; die Stärke war hier auch aus dem Stiel vollständig verschwunden.

4. *Sambucus nigra*.

Im September enthielten frische, ausgewachsene grüne Blätter viel Stärke in den Chlorophyllkörnern.

Am 18. Oktober 1862 wurden grüne und fahl gelbgrüne Blätter abgenommen, die einen frisch untersucht, die anderen in starkem Alkohol 30 Tage liegen gelassen und dann untersucht.

a) Die grünen Blätter (am 18. Okt.) enthielten normal aussehende wandständige, schön grüne Chlorophyllkörner; in den Mesophyllzellen lagen kleine und grosse Oeltropfen, die auf Zufluss von c. c. Schwefelsäure nicht verschwanden.

Die 30 Tage in Alkohol gelegenen (vorher grünen Blätter) waren dunkelbraun geworden; die entfärbten Chlorophyllkörner hatten ihr gewöhnliches Aussehen; die in den Mesophyllzellen liegenden Oeltropfen waren noch vorhanden; nach Behandlung mit Kali, Essigsäure, Jod fand sich ein wenig Stärke im Chlorophyll, in den Chlorophyllkörnern der Unterseite war sie ganz verschwunden; in den „Stärkeschichten“ der Gefässbündel der Blattstiele lag viel Stärke; auch die Leitzellen enthielten solche, doch wenig. Die öltropfenartigen Gebilde werden durch Kali runzelig, durch c. c. Schwefelsäure grün, dabei nehmen sie ein Ansehen wie faltige Häute an.



b) Die fahl gelbgrünen Blätter zeigten frisch in vielen Zellen noch normale wandständige Chlorophyllkörner; in anderen Zellen runde, vereinzelte Chlorophyllkörner, diese noch grün; in noch anderen Zellen grüne Wolken und Klumpen feinkörniger grüner Substanz; endlich enthielten andere Zellen zahlreiche fettglänzende Körnchen, kleinere und grössere, manche derselben grün. Auf Zusatz c. c. Schwefelsäure bleiben die Oelkugeln unverändert, sie ändern bei Druck ihre Form und werden dann wieder rund.

Die in Alkohol gelegenen fahlen Blätter liessen dieselben Gebilde im farblosen Zustande erkennen, auch die entfärbten fettähnlichen Kugeln. Die feinkörnige formlose Chlorophyllmasse wird mit Jod braun; die öltartigen Tropfen mit Jod nicht gefärbt. Nach Behandlung mit Kali, Essigsäure, Jod finden sich im Mesophyll stellenweise Spuren feinkörniger Stärke; in allen „Stärkeschichten“ der Blattstiele viel Stärke, auch die Leitzellen enthalten solche; das Rindenparenchym der Blattstiele enthält fettähnliche Körner.

##### 5. *Populus pyramidalis*.

Am 29. Sept. 1862 abgenommene grüne Blätter enthielten intensiv grün gefärbte Chlorophyllkörner, in Form und Lage normal; nur stellenweise fand ich noch Stärke in ihnen. Am selben Tage abgefallene saftige, gelbe Blätter enthielten in den Mesophyllzellen sehr zahlreiche, unregelmässig liegende intensiv gelbe, scharf begrenzte Körnchen, zuweilen grosse farblose Tropfen; nach Behandlung mit Kali, Essigsäure, Jod nur an einzelnen Stellen noch Spuren von Stärke, in den Porenzellen überall.

##### 6. *Robinia Pseud-Acacia*.

Im September 1862 abgenommene grüne Blätter enthielten in den Chlorophyllkörnern der oberen Zellschichten reichlich Stärke.

Am 15. Oktober 1862 wurden grüne, fahle, gelbe Blätter abgenommen und diese nach 25tägigem Liegen in starkem Alkohol untersucht.

a) Grüne, in Alkohol gelegene Blätter zeigten die Chlorophyllkörner (entfärbt) ihrer Form nach erhalten, sehr gross; mit Jod wurden sie braun. Nach Anwendung von Kali, Essigsäure, Jod ist die Chlorophyllsubstanz in eine formlose, braune Masse verwandelt; Stärke findet sich in den Porenzellen, in den Mesophyllzellen nur stellenweise Spuren von Stärke; auch im Blattstiel nur geringe Mengen von Stärke im Parenchym zunächst den Gefässbündeln.

b) Fahle Blätter, in Alkohol gelegen, lassen stellenweise noch wohlerhaltene (entfärbte) Chlorophyllkörner sehen, an anderen Stellen sind sie von der Wand abgelöst, in Unordnung; in vielen Zellen sind nur noch vereinzelte Chlorophyllkörner neben gelben Körnchen und grösseren Ballen; Stärke ist nicht mehr nachzuweisen, weder im Mesophyll noch im Stiel.

c) Gelbe Blätter (in Alkohol gelegen), enthalten im Mesophyll nur noch die kleinen fettglänzenden Körnchen.

7. *Morus alba*.

Am 18. Oktober 1862 wurden grüne, fahle und gelbe Blätter von den Büschen abgenommen, die einen frisch, die anderen nach 20tägigem Liegen in Alkohol untersucht.

a) Dunkelgrüne Blätter (frisch) zeigten stellenweise noch normale wandständige Chlorophyllkörner; in anderen Zellen ist der Wandbeleg lückig, einzelne Zellen der Zellwand mit grünem Plasma überzogen, worin glänzende Körnchen liegen; in den meisten Zellen findet sich ein formloses, grünes Plasma durch den ganzen Zellraum verbreitet, in diesem zahlreiche, fettähnliche Körnchen. Man sieht alle Grade der Zerstörung der Chlorophyllkörner, während die Färbung noch unverändert fortbesteht. In einem ebenfalls noch grünen Blatt fand ich in allen Zellen nur noch formloses, grünes Plasma, die Chlorophyllkörner waren als solche überall zerstört.

Die mit Alkohol extrahierten grünen Blätter waren nicht farblos sondern bräunlich und fleckig geworden; die Form der Chlorophyllkörner war an ihnen nicht mehr zu erkennen, ein feinkörniges, jetzt entfärbtes Plasma erfüllte den Zellraum. Nach Behandlung mit Kali, Essigsäure und Jod fand sich Stärke in allen Mesophyllzellen, in äusserst feinkörniger Form; in gröberen Körnern war sie in dem Parenchym der Blattstiele zunächst den Gefässbündeln anzutreffen; feinkörnige Stärke fand sich auch in den Leitzellen und in den Zellen zwischen den radialen Gefässreihen.

b) Fahle, gelbgrüne Blätter, frisch: zeigten dieselbe Desorganisation der Chlorophyllkörner, zudem fing die grüne Färbung an zu schwinden; die Alkohol-Exemplare waren farblos geworden, mit bräunlichen Flecken; in dem Mesophyll derselben fand sich körneliges, bräunliches Plasma; nach Behandlung mit Kali, Essigsäure, Jod fand sich in denselben Zellen viel Stärke, deren Körnerform jedoch zweifelhaft war; im Stiel führten alle, die Gefässbündel umgebenden Zellen Stärke. Die Leitzellenschicht besteht aus einzelnen Bündeln enger Zellen, zwischen denen Schichten etwas weiterer Zellen liegen, welche Stärke führen.

c) Ganz gelbe frische Blätter (am 18. Oktbr.) zeigen in den Mesophyllzellen fettglänzende, fahlgelbe Körnchen; die seit 20 Tagen in Alkohol gelegenen gelben Blätter waren entfärbt, doch schmutzig aussehend; Jodtinktur zeigte ohne Weiteres in allen Mesophyllzellen noch deutlich Stärke; alles Parenchym der Blattnerven war mit Stärke erfüllt, in den Blattstielen fand sich weniger, doch kleine Mengen auch in den Leitzellen.

Ein am 8. November abgenommenes, frisches, gelbes Blatt zeigte im Mesophyll zahlreiche gelbe Körnchen; mit der gewöhnlichen Methode liess sich keine Stärke mehr nachweisen, doch enthielten die Schliesszellen der Lamina noch solche.

Bonn, den 26. März 1863.

## XV.

### Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern.

1862.

Auszugsweise reproducirt.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1862, No. 44.)

Durch die Untersuchungen H. v. Mohl's über das Chlorophyll<sup>1)</sup> wurde festgestellt, dass innerhalb der Substanz der Chlorophyllkörner gewöhnlich Stärkekörnchen enthalten sind und dass diese Letzteren in einzelnen Fällen als sekundäre Erscheinung in den bereits früher gebildeten grünen Körnern auftreten. Die grosse Allgemeinheit der Stärkeeinschlüsse im Chlorophyll wurde später von Nägeli<sup>2)</sup> ebenfalls hervorgehoben und von ihm und Cramer neue Beispiele für das sekundäre Auftreten derselben und ihr Wachsthum innerhalb der Chlorophyllmasse beschrieben. Durch diese Beobachtungen wurde die Theorie Mulder's, wonach die Chlorophyllkörner durch einen chemischen Umwandlungsprozess der Stärkekörner entstehen sollten, auf ebenso einfache als sichere Weise widerlegt. Durch eine verbesserte Untersuchungsmethode gelangte Böhm<sup>3)</sup> zu dem fernerem Resultate, dass die Stärkeeinschlüsse auch in vielen solcher Chlorophyllkörner vorhanden sind, wo man sie früher mit Sicherheit nicht erkennen konnte, während die Zahl solcher Pflanzen, deren Chlorophyll keine Stärke enthält, auf wenige Ausnahmen reduziert wurde.

Meine eigenen Untersuchungen stimmten mit den eben gemachten Angaben im Allgemeinen überein, und ich schloss ferner aus dem ersten Auftreten der Stärke nach der Keimung, aus ihrem konstanten Vorkommen in einer Zellschicht, welche die Gefässbündel

1) Untersuchungen über die anatom. Verh. des Chlorophylls in: vermischte Schriften botan. Inhalts von H. v. Mohl. Tübingen 1845 und in der botan. Zeitg. 1855.

2) Pflanzenphysiol. Untersuchungen: II. Stärke, p. 398.

3) Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls von Böhm in den Sitzungsberichten d. math. naturw. Kl. der Akad. der Wiss. Wien 1857.



begleitet, und aus ihrem Auftreten und Verschwinden in den sich entwickelnden Organen u. s. w., dass die Stärke im Chlorophyll nicht nur eine sekundäre Einlagerung ist, sondern dass sie als das Produkt der assimilirenden, durch das Licht vermittelten Thätigkeit der Chlorophyllsubstanz zu betrachten sei, dass sie hier aus ihren entfernteren Bestandtheilen gebildet und von hier aus zu den wachsenden Knospentheilen und zuden Reservestoffeaufspeichernden Geweben hingeleitet wird<sup>1)</sup>. Wenn diese Ansicht, nach den Untersuchungen, aus denen ich sie ableitete, noch als Hypothese erschien, so sind dagegen die Versuche, welche ich hier mittheile, wie ich glaube, geeignet, den direkten Beweis zu liefern, dass die Amylumeinschlüsse des Chlorophylls nicht nur eine sekundäre Erscheinung in diesem sind, sondern dass sie unter dem Einfluss einer bestimmten Lichtintensität durch die assimilirende Thätigkeit des Letzteren erzeugt werden, und dass die hier aus ihren entfernteren Bestandtheilen gebildete Stärkesubstanz in die anderen Theile der Pflanze übergeht, deren Wachsthum sie vermittelt, indem sie als Baustoff bei dem Wachsthum der Knospentheile verwendet wird<sup>2)</sup>.

(In der Originalabhandlung folgt hier auf p. 366 bis incl. 367 eine Darstellung der Entstehung der gelben (etiolirten) Chlorophyllkörner bei im Finstern erwachsenen Blättern, die gegenwärtig als veraltet und durch die neuere Litteratur überholt, kaum noch ein anderes, als historisches Interesse beanspruchen könnte. Ich lasse sie daher weg, um so mehr als jene Darstellung für den in der Ueberschrift genannten Zweck der Abhandlung überhaupt unwesentlich ist. Zusatz 1892.)

Die für unseren vorliegenden Zweck wichtigste Eigenschaft der vertheilten Chlorophyllkörner ist nun die, dass sie, soweit meine Untersuchungen reichen, niemals Amylumkörnchen enthalten. Wenn man grüne Blätter in starkem Alkohol liegend an der Sonne stehen lässt, bis der grüne Farbstoff völlig ausgezogen und zerstört ist, wenn man dann feine Schnitte derselben in Kalilauge einige Tage lang liegen lässt, oder sie darin einige Zeit hindurch erwärmt, dann mit Wasser auswäscht und mit Essigsäure neutralisirt, so erhält man dann auf Zusatz von verdünnter Jodlösung eine überaus klare Stärkereaktion in den chlorophyllführenden Zellen. An Stelle der Chlorophyllkörner sieht man jetzt Amylumkörner, deren jedes gewöhnlich aus einer Anzahl einzelner Körnchen besteht; und wenn das Kali nicht zu stark eingewirkt hatte, erkennt man auch noch die Form des Chlorophyllkorns selbst, in welchem das Amylum liegt, dessen violettblaue Färbung sehr klar hervortritt (vergl. Böhm,

1) Flora 1862, No. 11 und No. 21.

2) Und zur Erzeugung aller anderen organischen Verbindungen in der Pflanze. Zusatz 1892.

Beitr. z. näheren Kenntniss d. Chloroph., Sitzungsber. der kais. Akad. Wien 1856 p. 21). Während man auf diese Weise die kleinsten Amylumkörnerchen, welche in den Chlorophyllkörnern eingeschlossen sind, zur deutlichsten Anschauung bringen kann, gelingt es dagegen niemals, in den vergeilten Chlorophyllkörnern der im Finstern gebildeten Blätter auch nur die geringste Spur von Stärke nachzuweisen, und ich nehme keinen Anstand, gestützt auf die Genauigkeit der Methode, die Ueberzeugung auszusprechen, dass die im Finstern entstandenen, gelben Chlorophyllkörner keine Stärke enthalten. Ich lege auf dieses Resultat ein so grosses Gewicht, weil auf ihm vorzugsweise die unten zu nennenden Folgerungen beruhen, und weil die hier genannte Thatsache die Basis für die weitere Untersuchung ist.

Stellt man nun die etiolirten Pflanzen, deren Blätter gelbe Chlorophyllkörner enthalten, an ein Fenster oder ins Freie, so werden die Chlorophyllkörner in wenigen Tagen <sup>1)</sup> grün und grösser; untersucht man die Blätter, sobald sie die normale grüne Farbe angenommen haben, in der oben angegebenen Weise, so erkennt man, dass sich noch keine Stärkekörnerchen in den Chlorophyllkörnern gebildet haben. Lässt man die bereits ergrüneten Pflanzen noch längere Zeit am Licht stehen, so ergiebt dann die gleiche Untersuchungsmethode, dass sich in den Chlorophyllkörnern Amylum gebildet hat, dessen Menge um so namhafter ist, je länger die Blätter dem Lichte ausgesetzt waren, und je intensiver dieses war, und **später** tritt auch in anderen Theilen der Pflanze Stärke auf, während die Knospentheile von Neuem zu wachsen beginnen; die im Finstern gebliebenen gleich-alten Pflanzen gehen unterdessen ein, ohne neue Organe zu bilden, nachdem die Stärke aus allen Geweben verschwunden ist <sup>2)</sup>.

Ich lasse hier zunächst die Beschreibung einiger Versuche folgen, deren Ausführung im Allgemeinen folgende war: Eine grössere Zahl von Samen wurde in verschiedene Blumentöpfe in Erde gelegt und diese in einen geräumigen finsternen Schrank gestellt. Hier blieben die Keimpflanzen so lange, bis sämtliche Reservestoffe der Kotyledonen und des Endosperms aufgezehrt waren und bis sie dem zufolge aufhörten, neue Blätter im Finstern zu bilden <sup>3)</sup>. Diese etiolirten und fertig gekeimten Pflanzen wurden nun in 3—4 Gruppen zur Untersuchung und zum weiteren Experiment benutzt; die eine Abtheilung wurde im Finstern gelassen, wo sie noch einige Zeit sich unverändert erhielten, um dann einzugehen, eine andere Abtheilung wurde in diesem Zustande zur weiteren Untersuchung in sehr

1) Vergl. Abhandl. V., p. 137 des vorliegenden Buchs.

2) Ich möchte darauf hinweisen, dass die obigen Sätze zu den Fundamenten der Assimilations-Theorie gehören. Zusatz 1892.

3) Dies ist ein sehr wesentlicher, für die Untersuchung entscheidender Punkt, der aber von späteren Beobachtern nicht beachtet wurde, die nun glaubten, ihre Resultate den meinigen entgegen stellen zu dürfen. Zusatz 1892.

starken Alkohol gelegt; eine dritte Abtheilung wurde dagegen an oder vor ein sonniges Fenster gestellt, um dort zu ergrünen; von diesen letzteren wurden einige nach wenigen Tagen, wenn sie eben grün geworden, andere erst nach längerer Zeit untersucht, nachdem sie angefangen hatten, sich weiter zu entwickeln. Auch diese Pflanzen wurden in Alkohol gelegt und am Lichte gebleicht. Von allen Theilen, Blätter, Wurzeln, Stengel, Knospen der etiolirten, der ergrünten und der bereits weiter gewachsenen Pflanzen wurden sodann feine Längs- und Querschnitte untersucht; theils frisch, theils an den Alkoholexemplaren: es wurde vorzugsweise auf die Gegenwart von Stärke untersucht und dahin gestrebt, ein klares Bild von der Vertheilung derselben zu erhalten.

*Cucurbita Pepo*. Während der Keimung wird das fette Oel, welches die Zellen der Kotyledonen erfüllt, zum grossen Theil in Stärke und Zucker umgewandelt und diese bei dem Wachsthum der Theile aufgebraucht. Bei den im Finstern entwickelten Keimen tritt der völlige Verbrauch der Reservestoffe ein, wenn die gelben Kotyledonen 2—3 cm lang geworden sind und wenn an der zwischen ihnen liegenden Knospe das erste Blatt sichtbar wird. Um diese Zeit hört die weitere Entwicklung auf. Die mikrochemische Untersuchung solcher Pflanzen zeigt weder in den älteren noch den jüngeren Parenchymzellen Stärke, nur in den die Gefässbündel der Kotyledonen begleitenden „Stärkeschichten“ finden sich noch geringe Spuren von Amylum.

Pflanzen dieses Entwicklungszustandes aus dem Finstern an das Licht gestellt und nachdem sie 6 Tage lang bei etwa 15° R. dort verweilt hatten und völlig ergrünt waren, zeigten noch keine Spur von Stärke im Chlorophyll, dessen Körner vollständig grün waren; nur an den oben genannten Orten waren noch Spuren von Amylum vorhanden, es hatte aber eher eine Verminderung als Vermehrung desselben in der ganzen Pflanze stattgefunden.

Die dritte Abtheilung der etiolirten Pflanzen blieb 10 Tage am Lichte stehen, bei immer trübem Wetter; die ergrünten Kotyledonen waren nun stark gewachsen, es begann ein zweites Laubblatt sich zu zeigen, während das erste sich vergrössert hatte. Jetzt fand sich Stärke in namhafter Menge in dem Chlorophyll der Kotyledonen und des ersten Laubblattes, es fand sich ferner Stärke in ziemlich bedeutender Menge in den die Laubblätter tragenden Internodien und im jungen Parenchym der Knospentheile; in dem ganzen unteren Theile der Pflanze, im hypokotylen Gliede und der Wurzel war keine Stärke<sup>1)</sup>.

*Helianthus annuus*. Nachdem das fette Oel der Kotyledonen und die daraus gebildete Stärke aufgebraucht ist, findet man bei den vergeilten und fertig gekeimten Pflanzen die gelben Kotyledonen ausgebreitet und die

---

1) Zum besseren Verständniss dieser und der folgenden Befunde, verweise ich auf die spätere Abtheilung: „Keimungsgeschichten“ im vorliegenden Buche. Zusatz 1892.



beiden ersten Laubblättchen 4—5 mm lang; das hypokotyle Glied etwa 8—10 cm hoch. Fett findet sich in keinem Theile der so entwickelten Pflanze; Stärke nur in äusserst geringer Menge in der Umgebung des Mediangefässbündels der Kotyledonen, während die gelben Chlorophyllkörner keine Spur davon enthalten.

Die so entwickelten Pflanzen an das Licht gestellt und nach 6 Tagen untersucht, zeigten keine weitere Veränderung, als dass die Chlorophyllkörner grün geworden waren; sie enthielten aber noch keine Stärke.

Die dritte Abtheilung der etiolirten Pflanzen, die sich seit 16 Tagen am Lichte befanden, hatten ihr erstes Paar Laubblätter auf 6 cm Länge entfaltet und ein zweites Paar gebildet. Jetzt fand sich Stärke im Chlorophyll der Kotyledonen und Blätter, ferner ziemlich grosskörnige Stärke in der Umgebung der Gefässbündel der Blattstiele und der oberen Internodien bis hinauf in das junge Parenchym der Terminalknospe.

Eine vierte Abtheilung von etiolirten Keimpflanzen wurde 21 Tage lang am Lichte gelassen; es hatte sich hier noch ein drittes Paar Laubblätter entfaltet. Stärke fand sich in allen Chlorophyllkörnern in grosser Menge, in den Blattstielen (Stärkeschichten), in den Internodien bis hinauf zur Knospe; der Gefässbündelkreis der hypokotylen Glieder war von einer stärkeführenden Schicht umgeben, die sich bis in die Wurzel hinab fortsetzte.

*Zea Mais.* Die im Finstern fertig gekeimten Pflanzen besitzen zu der Zeit, wo sie aufhören zu wachsen, drei vollständig entfaltete Laubblätter, deren längstes bis 24 cm lang ist. Während in den früheren Entwicklungsstadien die wachsenden Keimtheile reichlich Stärke führen, ist diese dagegen um die angegebene Zeit vollständig verschwunden<sup>1)</sup>.

Etiolirte Pflanzen dieses Entwicklungszustandes an das Licht gestellt und nach fünftägiger Beleuchtung untersucht, zeigten die Chlorophyllkörner nicht nur grün und bedeutend vergrössert, sondern es fand sich in ihnen auch schon ein wenig Amylum, jedoch nur in den Zellen, welche die Gefässbündel der Lamina unmittelbar umgeben; in den anderen Theilen der Pflanzen (Blattseiden, Stengelparenchym) war noch kein Amylum aufgetreten.

Eine dieser Pflanzen blieb 14 Tage lang am Lichte; sie bildet ausser den schon vorhandenen dreien noch zwei neue grössere Blätter und neue Wurzeln. Hier fand sich nicht nur sehr reichliche Stärke in den Chlorophyllkörnern, sondern auch in allen Gefässbündelscheiden der Blattseiden und des Stammes, dessen junges Parenchym in der Nähe der Terminalknospe gleich den jungen Blättern ganz mit Stärke erfüllt war.

1) Die Schliesszellen der Spaltöffnungen enthalten bei den etiolirten Pflanzen, wo sonst alle Stärke verschwunden ist, immer solche (Ausnahme *Allium Cepa*); dasselbe gilt von den Wurzelhauben.

Eine seit etwa 6 Wochen am Fenster vegetirende Pflanze mit 10 entfalteten Blättern und 1 cm dickem Stamme enthielt noch weit mehr Stärke, als die vorige; hier war auch das Parenchym der Blattscheiden und der sämtlichen Internodien mit Stärke erfüllt.

*Phaseolus vulgaris*. Die im Finstern fertig gekeimten Pflanzen, deren Kotyledonen abgefallen sind und welche aufgehört haben zu wachsen, enthalten in keinem Theile ihres Gewebes Stärke, sie ist während der Entwicklung völlig verschwunden.

Nachdem so entwickelte Pflanzen seit 8 Tagen am Licht gestanden, hatten sich die Primordialblätter etwas vergrößert (sie waren natürlich grün geworden) und auch das erste gedreite Blatt fing an, zu wachsen. In sämtlichen Chlorophyllkörnern fand sich reichlich Stärke, die sich nun auch schon in die oberen Stengeltheile bis hinauf in die thätige Knospe verbreitet hatte; im hypokotylen Gliede und der Wurzel war noch kein Amylum vorhanden. Bei länger fortgesetzter Vegetation am Lichte tritt es aber auch in diesen Theilen auf.

Fassen wir nun das eben beschriebene Verhalten kurz zusammen, so ergibt sich, dass im Finstern keimende Pflanzen die in dem Endosperm oder den Kotyledonen enthaltenen Reservestoffe völlig aufzehren, sie zur Ausbildung ihrer Organe benutzen; sie hören auf zu wachsen, sobald keine Reservestoffe mehr vorhanden. Bleiben die Pflanzen nun noch länger im Finstern, so gehen sie, ohne sich weiter zu entwickeln, zu Grunde. Werden die etiolirten Pflanzen dagegen in diesem Zustande völliger Entleerung dem Lichte ausgesetzt, so erfolgt dann 1. Grünwerden der vorher gelben Chlorophyllkörner und Wachsthum derselben; 2. es bildet sich in den bereits ergrüneten Chlorophyllkörnern bei noch längerer Lichtwirkung Amylum; 3. alsdann verbreitet sich das Amylum auch in die oberen Theile des Stengels und der Knospe; 4. die Knospentheile beginnen zu wachsen, offenbar in Folge der nun vorhandenen Bildungstoffe, welche neuerdings von den ergrüneten Blättern gebildet wurden; 5. auch die anderen älteren, unteren Stammtheile nehmen in ihrem Parenchym Stärke auf, offenbar weil in den Blättern mehr Stärke gebildet wird, als zum sofortigen Verbrauch in den Knospentheilen nöthig ist.

Durch Versuche ähnlicher Art lässt sich nun mit derselben Bestimmtheit zeigen, dass zu der Erzeugung von Amylum in den Chlorophyllkörnern Licht von höherer Intensität nöthig ist, dass dazu das Licht im Inneren eines gewöhnlichen Wohnzimmers z. B. nicht hinreichend ist, während dagegen diese Lichtintensität zum Ergrünen des Chlorophylls vollkommen ausreicht; man ist daher im Stande, durch vermindertes Licht Chlorophyllkörner lange Zeit hindurch grün zu erhalten, ohne dass sie Stärke in ihrem Innern erzeugen, und das Endresultat besteht auch hier darin, dass die so ergrüneten Pflanzen

nicht weiter wachsen, gerade so, als ob sie im Finstern ständen, offenbar eben deshalb, weil im Chlorophyll keine Stärke gebildet wird.

Mehrfach wiederholte Versuche mit Mais, Cucurbita, Helianthus und Phaseolus haben das eben genannte Resultat ausser Zweifel gesetzt. Ich habe zahlreiche Samen dieser Pflanzen in lockerer guter Gartenerde keimen lassen in Blumentöpfen, welche an der Hinterwand meines Wohnzimmers, etwa 15 Fuss von den gegenüberliegenden, nach Süd gerichteten Fenstern entfernt, aufgestellt wurden. Die Keimung fand rasch und kräftig statt, die ersten Blätter wurden grün, bei Phaseolus sogar dunkelgrün; die Stengel wurden höher als am vollen Tageslichte, aber sie etiolirten weit weniger als im Finstern. Als die Maiskeime ihre ersten drei Laubblätter entfaltet hatten, als bei Cucurbita die Kotyledonen entleert und abgefallen waren, und bei Helianthus das erste Blattpaar über den ergrüneten Kotyledonen erschien, hörte die weitere Entwicklung vollständig auf, die Pflanzen erhielten sich in diesem Zustande etwa 8—12 Tage und fingen dann an zusammenzusinken, indem sie missfarbig wurden. Der oft wiederholte Versuch bei verschiedenen Temperaturen ergab immer dasselbe Resultat. Als die Pflanzen den genannten Zustand erreicht hatten, aber noch völlig gesund waren, wurden sie in oben genannter Weise untersucht. Die Chlorophyllkörner erschienen normal gebildet und intensiv grün; die sorgfältigste Untersuchung zeigte aber, dass diese grünen Chlorophyllkörner keine Spur von Stärke enthielten; ebenso wenig war in den übrigen Theilen dieser Pflanzen Stärke vorhanden. Die Intensität eines Lichtes, welches vollkommen hinreicht, um ohne Unbequemlichkeit gewöhnlichen Druck stundenlang zu lesen, ist also im Stande, grünes Chlorophyll zu bilden, aber es ist nicht hinreichend, um das Chlorophyll zur Assimilation von Stärke anzuregen. Es tritt hier auch sehr klar hervor, warum die Pflanzen bei ganzem oder partiellem Lichtmangel nur so lange wachsen, als sie noch Reservestoffe enthalten, dann aber aufhören, stationär bleiben und endlich eingehen. Es ist ganz allein das Nichtstatfinden der Assimilation die Ursache, welche das weitere Wachsthum unmöglich macht; und zwar gewinnt hier das Wort Assimilation einen sehr bestimmten Sinn, indem man im Stande ist, ein Produkt dieser Thätigkeit nachzuweisen, nämlich die Stärke im Chlorophyll der assimilirenden Blätter.

Es knüpft sich nun an die oben genannten Erscheinungen zunächst die Frage: auf welche Art die ersten Stärkekörnchen im Chlorophyll der Blätter unter dem Einflusse des Lichtes entstehen? Man kann hier zwei Hypothesen geltend machen; man kann einerseits annehmen, dass die im Chlorophyll sich einlagernde Stärke einfach durch Umwandlung einer bereits in der Pflanze vorhandenen organischen Substanz entstehe; allein da mit dem fortgesetzten Einflusse des Lichtes die Stärkebildung immerfort zunimmt, so müsste man auch eine fortwährende Neubildung dieses Stoffes voraussetzen, durch dessen Metamorphose die Stärke in den Chlorophyllkörnern



entstehen soll, und die Entstehung dieses Stoffes selbst würde einen Assimilationsprozess voraussetzen, der erst durch das Licht angeregt wird; und zwar müsste dieser Prozess nothwendig in den chlorophyllhaltigen Zellen selbst stattfinden, wie die weiter unten folgende Betrachtung zeigen wird. Oder man könnte obige Frage dadurch beantworten, dass man annähme, es seien die grünen Chlorophyllkörner unter dem Einflusse des Lichtes im Stande, durch eine eigenthümliche Thätigkeit aus unorganischen Substanzen (Kohlensäure, Wasser unter Gegenwart von mineralischen Salzen, die aus dem Boden stammen) die Stärkesubstanz zu erzeugen, die sich in ihnen selbst ablagert. Ich will mit diesen Worten nicht etwa gesagt haben, dass die Stärke in dem Chlorophyll so entstehe, dass aus Kohlensäure und Wasser unter Elimination von Sauerstoff sogleich fertige Stärke sich bilde; es bleibt vielmehr die Möglichkeit offen, dass hier, innerhalb der Chlorophyllkörner selbst eine längere Reihe von chemischen Umsetzungen eintritt; als das einzig Charakteristische bei dieser Annahme soll nur der Umstand hervorgehoben sein, dass hier der Prozess mit anorganischen Stoffen beginnt und mit Erzeugung von Stärke endigt, so dass man also die hier erzeugte Stärke als primäre, aus unorganischen Substanzen gebildete bezeichnen kann.

Um die Gründe klarer darzulegen, welche mich zu dieser Annahme bestimmen, ist es nöthig, etwas weiter auszuholen. Es handelt sich hier um die Frage, ob die Stärke in den Chlorophyllkörnern einfach durch Umwandlung eines bereits in der Pflanze anderswo vorhandenen organischen Stoffes, oder ob sie durch Kombination der Elemente unorganischer Nährstoffe entsteht. Das Letztere scheint mir das Richtigere zu sein, weil bei der ersten Annahme vorausgesetzt werden müsste, dass auch andere, nicht chlorophyllhaltige Zellen die Fähigkeit hätten, aus unorganischen Stoffen organische Verbindungen zu erzeugen; diese Annahme ist aber als völlig unhaltbar zu beseitigen; denn wenn es darauf ankommt, aus unorganischem Material organische, assimilirte Substanzen zu erzeugen, so ist dabei vor allem eine Bedingung zu erfüllen, nämlich die, dass Sauerstoff ausgeschieden wird, einfach deshalb, weil die zu bildende organische Substanz jederzeit weniger Sauerstoff enthält, als die unorganischen Materialien, aus denen sie zu bilden ist. Hier ist kein Zweifel möglich, und es folgt ohne Weiteres, dass wir die Thätigkeit der Assimilation, d. h. die Bildung organischer Stoffe aus unorganischem Material ausschliesslich nur in die chlorophyllhaltigen Theile verlegen dürfen, weil diese nach den übereinstimmenden Untersuchungen Saussure's, Grischow's u. s. w. die einzigen sind, in denen unter Mitwirkung des Sonnenlichtes Sauerstoff ausgeschieden wird. Chlorophyllhaltige Theile sind sauerstoffabscheidende Organe; anderseits kann aus unorganischem Material nur dann organisches entstehen, wenn Sauerstoff abgeschieden wird; folglich kann die Assimilation, d. h. die Bildung organischer Stoffe aus unorganischem Material nur in den chlorophyllhaltigen Theilen stattfinden und nur in diesen allein. Da nun

also in den nicht chlorophyllhaltigen Organen überhaupt kein organischer Stoff ursprünglich aus unorganischen Nährstoffen gebildet wird, so kann folglich auch das Material zu der Bildung der Stärke in den Chlorophyllkörnern nicht aus anderen Theilen der Pflanze in Gestalt organischer Verbindungen kommen, die hier etwa eine einfache Metamorphose in Stärke erführen; diese Annahme ist als durchaus unzulässig zurückzuweisen, und es bleibt somit nur die andere annehmbar, dass in den chlorophyllhaltigen Zellen selbst das Material zu der in den Chlorophyllkörnern entstehenden Stärke aus unorganischen Stoffen gebildet wird. Bis hierher scheint mir die eben gezeigte Betrachtung völlig unzweifelhaft. Man könnte nun aber noch weiter unterstellen, dass zwar in den chlorophyllhaltigen Zellen selbst die erste primäre Bildung organischer Stoffe aus unorganischen Nährstoffen eintritt, dass es aber noch zweifelhaft bleibt, ob dieser Prozess in dem Lumen der genannten Zellen oder in dem Inneren der Chlorophyllkörner stattfindet. Die letztere dieser Ansichten dürfte die grössere Wahrscheinlichkeit für sich haben; denn wenn die Grundbedingung aller Assimilation nämlich die Sauerstoffausscheidung unumgänglich an die Gegenwart des Chlorophylls gebunden ist, so ist es wahrscheinlicher, dass der Assimilationsprozess in der Substanz des Chlorophylls selbst stattfindet und nicht neben ihm im Zellsafte, und gerade das erste Auftreten der Stärke innerhalb der Chlorophyllsubstanz selbst leitet zu der Annahme, dass auch in dieser Substanz der Assimilationsprozess stattfindet, dessen Endresultat die Bildung der kleinen Stärkekörnchen ist, die wir in den grünen Chlorophyllkörnern am Lichte entstehen sehen. Für die Richtigkeit dieser Betrachtungen ist es ein weiterer Beweis, dass auch in den grünen Chlorophyllkörnern keine Stärke erzeugt wird, wenn die Beleuchtung nicht intensiv genug ist; es stimmt dies mit dem Umstande, dass in diesem Falle auch aus den chlorophyllhaltigen Theilen kein Sauerstoff ausgeschieden wird<sup>1)</sup>, folglich keine Assimilation stattfinden kann.

Wenn wir es nun als feststehend betrachten dürfen, dass die chlorophyllhaltigen Theile der Pflanzen die einzigen sind, in denen die assimilirende Thätigkeit stattfindet, d. h. in denen aus unorganischen Stoffen organische gebildet werden, wenn es andererseits damit übereinstimmt, dass in dem Chlorophyll stärkefreier, erschöpfter Pflanzen unter Lichteinfluss die erste Stärke entsteht, dass sie erst später sich in den Blattstielen, Internodien, Knospentheilen zeigt, so wird man zu der Folgerung genöthigt, dass die Chlorophyllkörner der einzige und ausschliessliche Ort sind, wo Stärke aus unorganischem Material erzeugt wird und dass demzufolge alle Stärke in den

<sup>1)</sup> Es ist bekannt, dass die Sauerstoffausscheidung in dem stark verminderten Lichte aufhört. Ich brachte verschiedene grüne Algen, die am Fenster in wenigen Minuten zahlreiche Gasblasen entwickelten, neben meine Versuchspflanzen in das Helldunkel, wo sich keine Gasblasen bildeten.

nicht chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen nur als eingewandert zu betrachten ist. Die im Stamme, in den Knospentheilen, ferner in unterirdischen Knollen u. s. w. vorhandene Stärke ist hier nicht durch Assimilation entstanden, sie ist nicht aus den unorganischen Nährstoffen an diesen Orten selbst gebildet, sondern das organische Material dazu ist in den Chlorophyllkörnern der grünen Blätter, grünen Rinde u. s. w. entstanden. Wir können demnach die Stärke in den verschiedenen Pflanzentheilen je nach der Entstehung in zweierlei unterscheiden: 1. Primäres oder autochthones Amylum, welches in dem Orte seiner ursprünglichen Entstehung zu finden ist, nämlich in den Chlorophyllkörnern, und 2. eingewanderte Stärke, welche sich in den nicht chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen findet, die daher auch nicht hier durch Assimilation ursprünglich erzeugt ist, sondern die ihren organischen Ursprung in dem Chlorophyll hat, aber von dort hierher geleitet worden ist. Demnach wird auch die in manchen nicht grünen Schmarotzerpflanzen auftretende Stärke nur als abgeleitete zu betrachten sein; das organische Material zur Bildung dieser Stärke wird von dem Chlorophyll der Nährpflanze bereitet; und umgekehrt lassen sich in diesem Sinne die nicht grünen Theile grünblättriger Pflanzen als an diesen schmarotzend betrachten, wie schon Röper<sup>2)</sup> in Bezug auf Blüten und Blütenstände andeutete.

Verlassen wir nun diese Betrachtungen, um auf einen anderen Punkt, der sich bei den eingangs mitgetheilten Versuchen geltend macht, zurückzukommen. Die Beobachtungen zeigen, dass die im Finstern und im Helldunkel erwachsenen und an Reservestoffen völlig erschöpften Pflanzen aufhören, neue Organe zu bilden; dass sie aber, wenn man sie nun an das Licht stellt, zuerst grün werden, Stärke bilden und dann anfangen, von Neuem zu wachsen; und dabei lässt sich die Stärke in den wachsenden Theilen selbst nachweisen. Der ursächliche Zusammenhang ist hier nicht zu verkennen: die im Chlorophyll gebildete und in die Knospentheile eingewanderte Stärke liefert offenbar das Material zum Wachsthum der Knospentheile, gerade so, wie die Stärke des Endosperms in die sich entfaltenden Keimtheile eintreten muss, wenn diese sich weiter entwickeln sollen. Bei einer von Reservestoffen entleerten Pflanze wirkt der Mangel des Lichtes gerade so, wie bei beginnender Keimung das Abschneiden der Kotyledonen oder die Wegnahme des Endosperms, in beiden Fällen wird die weitere Entwicklung sistirt, weil es an Zufluss von Baustoffen für die jungen, entwicklungsfähigen Organe fehlt.

Wenn es sich aber um die Stoffe handelt, welche die Entfaltung der jungen Knospentheile bedingen, so bildet die aus dem Chlorophyll der Blätter eingewanderte Stärke offenbar nur einen Theil derselben, denn bei den in den

---

<sup>1)</sup> In einer Anmerkung in Röper's Uebers. von De Candolle's Pflanzenphysiologie II. Bd., p. 702.



Knospen stattfindenden Bildungsprozessen spielt das Protoplasma jedenfalls eine sehr wichtige Rolle. Die eiweissartigen Stoffe nun, welche die Grundlage des Protoplasmas bilden, können in den Knospentheilen, in denen sie so massenhaft auftreten, nicht ursprünglich gebildet sein, denn es lässt sich auf diese Stoffe die obige Betrachtung über den Ort der Assimilation mit aller Strenge anwenden; auch von diesen Stoffen muss man annehmen, dass sie unter Vermittlung des Chlorophylls in den Blättern entstehen und in die jungen Gewebe der entwicklungsfähigen Knospentheile geleitet werden. Leider fehlt es aber an Mitteln, den Nachweis für diese Folgerung auf experimentellem und mikroskopischem Wege in ähnlicher Weise zu führen wie für die Stärke; doch glaube ich aus dem Umstande, dass die dünnwandigen Zellen der Gefässbündel von ihren feinsten Anfängen an, welche zwischen den chlorophyllreichen Blattzellen, durch die Blattstiele und Internodien hindurch bis zu den Knospen hin überall eiweissartige Stoffe führen, zusammengehalten mit der Thatsache, dass die erste Entstehung organischer Stoffe nur in den chlorophyllhaltigen Theilen stattfinden kann, die Folgerung ziehen zu dürfen, dass auch die eiweissartigen Stoffe, welche in den jungen Knospentheilen prävaliren, aus den Blättern dorthin geleitet werden <sup>1)</sup>.

Es scheint mir nicht überflüssig, am Schlusse dieser Mittheilungen das, was ich als gesichertes Resultat der Untersuchungen selbst und der darauf basirten Betrachtungen ansehe, kurz zusammenzustellen:

1. Bei der Keimung im Finstern oder im Helldunkel wird die Stärke, welche in dem Endosperm oder in den Kotyledonen vorhanden war, oder welche sich aus dem fetten Oel dieser Theile bildete, vollständig aufgebraucht, indem die ersten Blätter, Wurzeln, Internodien der Keimpflanze sich entwickeln.

2. Bleiben die so weit entwickelten Pflanzen im Finstern oder im Helldunkel, so bilden sich keine neuen Theile, die Pflanzen bleiben stationär und verderben nach einiger Zeit.

3. In den Zellen des Mesophylls der Kotyledonen und ersten Blätter findet sich anfangs ein aus Protoplasma bestehender dicker Wandbeleg, der später die wandständigen Chlorophyllkörner enthält (im Original heisst es auf Grund der damaligen Anschauung: „der später in wandständige Chlorophyllkörner zerfällt“); diese Körner sind im Finstern gelb, im Helldunkel grün; jene werden am Lichte grün.

4. Wenn die im Finstern entwickelten Keimpflanzen nach völliger Aufzehrung der Stärke dem Lichte ausgesetzt werden, so färben sich die gelben Chlorophyllkörner zunächst grün; wenn das Licht intensiv genug ist

<sup>1)</sup> Betreffs der Entstehung der Eiweissstoffe habe ich später, in meiner Experimental-Physiologie (1865) sowie in meinem Lehrbuch die Ansicht aufgestellt, dass sie in den Siebröhren unter Mithilfe der in den Blättern erzeugten Stärke entstehen. Zusatz 1892.

und hinreichend lange einwirkt, so bilden sich in den ergrüneten Chlorophyllkörnern Amylunkörnchen; ist die Wirkung des Lichtes nicht intensiv genug, so ergrünen die Chlorophyllkörner ohne in ihrem Innern Stärke zu bilden.

5. Wenn in den ergrüneten Chlorophyllkörnern wegen zu geringer Lichtintensität keine Stärke entsteht, so gehen die Pflanzen zu Grunde, wie im Finstern; ist dagegen die Lichtintensität hinreichend, um Stärke im Chlorophyll zu erzeugen, so verbreitet sich diese auch in die anderen Theile, zumal in die Knospen, und diese beginnen nun weiter zu wachsen.

6. Aus diesen Thatsachen folgt, dass das Wachsthum der Knospen-theile von der Bildung der Stärke<sup>1)</sup> im Chlorophyll der Blätter bedingt wird.

7. Aus dem Umstande, dass die erste Bildung der Stärke im Chlorophyll eintritt und dass nur die chlorophyllhaltigen Pflanzentheile die Fähigkeit haben, Sauerstoff auszuscheiden, folgt, dass die im Chlorophyll gebildete Stärke hier durch Assimilation, d. h. aus unorganischen Stoffen gebildet wird, dass dagegen in den übrigen, nicht grünen Pflanzentheilen keine Stärke durch Assimilation entsteht, sondern dass sie dahin einwandert, während die Assimilation des hierzu nöthigen organischen Materials in den chlorophyllhaltigen Zellen der Blätter stattfindet.

Bonn, den 6. Septbr. 1862.

---

<sup>1)</sup> Oder eines die Stärke substituierenden Stoffes, wie des Zuckers in den Blättern von *Allium Cepa*.

## XVI.

### Ueber die Auflösung und Neubildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung.

1864.

(Aus der Botanischen Zeitung 1864, No. 38.)

In zwei früheren Abhandlungen theilte ich mit, dass in den Mesophyllzellen der im Finstern entstandenen Blätter<sup>1)</sup> Körner entstehen, welche durch Form, Lagerung und chemische Reaktionen sich als Chlorophyllkörner zu erkennen gaben, deren grüner Farbstoff sich im Finstern nicht ausbilden konnte und die ich deshalb als vergilte Chlorophyllkörner bezeichnete. Ich zeigte ferner, dass diese gelben Körner sich grün färben, und also in echte gewöhnliche Chlorophyllkörner sich umwandeln, wenn die vergilten Blätter dem Lichte bei hinreichender Temperatur ausgesetzt werden, und dass endlich, wenn das Licht hinreichend intensiv ist, in den bereits ergrüntten Körnern, sich Amylum-Einschlüsse bilden, deren Existenz in den allermeisten gewöhnlichen Chlorophyllkörnern allgemein bekannt ist. Bei Gelegenheit einer eingehenden Untersuchung Inulin bildender Pflanzen in verschiedenen Vegetationszuständen habe ich im Frühjahr 1864 die genannten Resultate nochmals an *Dahlia variabilis* und *Helianthus tuberosus* sorgfältig geprüft und meine früheren Angaben, wie ich erwarten durfte, wörtlich bestätigt gefunden. Es ist somit, wie ich schon a. a. O. hervorhob, die Thatsache konstatiert, dass die in den Chlorophyllkörnern enthaltene Stärke eine Funktion des Lichtes ist; und dieser Satz gilt nicht bloss in Bezug auf die Entstehung des Amylums in den Chlorophyllkörnern, sondern auch in Bezug auf deren dauernde Erhaltung; die Beobachtung zeigt, dass die unter dem Einfluss des Lichtes in den Chlorophyllkörnern entstandenen Stärkekörner wieder verschwinden, wenn die Pflanze oder selbst nur ein Theil eines grünen Blattes dem Lichte

---

1) Im Original steht hier „durch Theilung des gelben Protoplasmas“. ein damals und später verbreiteter Irrthum; die Vermehrung der Chloroplasten durch Theilung wurde erst viel später allgemein angenommen. Zusatz 1892.



auf längere Zeit entzogen, verfinstert wird. Schon Arthur Gris<sup>1)</sup> zeigte, dass wenn man grünblättrige Pflanzen in finsternen Räumen stehen lässt, eine Verkleinerung der stärkehaltigen Chlorophyllkörner eintritt, die mit dem endlichen Verschwinden der Stärke und der Chlorophyllsubstanz selbst endigt. Ich habe diese Angaben von Gris vollkommen bestätigt gefunden<sup>2)</sup> und um die unten mitzutheilenden Beobachtungen, welche den wichtigsten Gegenstand der vorliegenden Abhandlung darstellen, verständlicher zu machen und besser zu begründen, wird es nicht überflüssig sein, auch meine Untersuchungen über die Degradation des Chlorophylls grüner Blätter im Finstern mitzutheilen. Im Allgemeinen haben die Veränderungen des Inhaltes der Mesophyllzellen grüner Blätter durch Lichtmangel manche auffallende Aehnlichkeit mit den Vorgängen bei der Entleerung der Blätter im Herbst, wie ich dieselben 1863 in der Flora p. 200 ff. beschrieben habe. Die ihrer unentbehrlichen Kraftquelle, des Lichtes, beraubten grünen Blätter werden in den meisten Fällen erst fahl, oft stellenweise beginnend, endlich über und über gelb, dabei bleiben sie saftig, bis endlich, je nach der Art der Pflanze, eine Ablösung vom Stamme oder das Verschrumpfen und Vertrocknen an diesem eintritt. Es ist ausnahmslose Regel, dass dieser Prozess immer an dem ältesten Blatte beginnt und die folgenden nach der Altersreihe ergreift. Ist die Pflanze mit assimilirten Nährstoffen hinreichend versehen, so bilden sich unterdessen am Gipfel der Zweige neue etiolirte gelbe Blätter, selbst Blüthen und Früchte; doch tritt jene Veränderung auch dann ein, wenn man abgeschnittene grüne Blätter in Wasser stehend im Finstern verweilen lässt. So wie es aber Blätter giebt, welche keine herbstliche Veränderung und Entleerung erfahren, so scheint es auch Pflanzen zu geben, deren Chlorophyll gegen den Einfluss der Finsterniss ausserordentlich resistent ist; so zeigte *Cactus speciosus* binnen drei Monaten im Finstern (Mai, Juni, Juli) keine Veränderung seiner grünen Rinde, obgleich zahlreiche, mit Luftwurzeln versehene, gelblichweisse Gipfelsprossen hervorwuchsen; ebenso blieb eine *Selaginella* vom Dezember bis April im Finstern grün; *Adiantum capillus Veneris*, *Polypodium vulgare*, *Aspidium spinulosum*, *Scolopendrium officinarum*, denen ich alle grünen Wedel, selbst die jüngsten, oberirdisch sichtbaren abgeschnitten hatte, trieben im Finstern neue, mit äusserst kleiner, aber schön grüner Lamina versehene Wedel<sup>3)</sup>, welche ihre grüne Färbung ebenfalls Monate lang im Finstern behielten. Auf derartige Fälle beziehen sich natürlich die folgenden Betrachtungen nicht unmittelbar, sie gelten zunächst

1) Annales des sciences nat. 1857.

2) Botan. Zeitg. 1862, p. 368. Anmerkung.

3) Ob hier, wie bei den Pinuskeimen, Chlorophyll wirklich erst in tiefer Finsterniss entsteht, oder ob nicht schon vorher die in der Knospe verborgenen Wedel den grünen Farbstoff gebildet haben, bleibt noch unentschieden. (Ersteres ist der Fall. Zusatz 1892.)

nur für solche Pflanzen, welche durch ihr Verhalten im Finstern ein entschiedeneres Lichtbedürfniss an den Tag legen; es sind, wenn es gestattet ist, nach verhältnissmässig wenigen Beispielen zu urtheilen, Pflanzen, welche sich durch rasches Wachsthum, durch energische Assimilation auszeichnen. Die angegebenen Veränderungen derartiger Pflanzen im Finstern erfolgen um so rascher, je höher die Temperatur ist; zu ihrem Eintritt ist aber keine sehr tiefe Finsterniss nöthig, irgend eine dunklere Stelle im Zimmer, entfernt von den Fenstern genügt, um sie, wenn auch langsamer hervortreten zu lassen. Die mikroskopische Untersuchung der fortschreitenden Veränderung der Inhalte der Mesophyllzellen zeigt, dass, in allen beobachteten Fällen, zuerst die Stärke aus den Chlorophyllkörnern verschwindet, diese letzteren werden dabei kleiner und zunächst, wie es scheint, nur um so viel, als das Volumen der verschwundenen Amylumeinschlüsse beträgt, denn diese hinterlassen nicht etwa eine leere Höhlung im Chlorophyllkorn, sondern nach ihrem Verschwinden ist dieses ein dichter grüner Klumpen, der sich also in dem Grade als die in ihm enthaltene Stärke kleiner wurde, zusammengezogen haben muss. Später tritt an den stärkefreien Chlorophyllkörnern eine Veränderung ihres Aussehens ein, die sich schwer beschreiben lässt, sie werden feinkörnig, grislich, ihre Konturen werden unregelmässig, die vorher polygonale Form rundet sich unregelmässig ab, sie verlassen ihre frühere Stellung an der Zellwand und bilden verschiedene im Zellsaft zerstreute Gruppen. Bis hierher können sie ihre grüne Färbung bewahren; dann treten tiefer eingreifende Veränderungen auf; die grüne Farbe wird fahl, verschwindet unter steter Verkleinerung der Körner ganz, bis zuletzt an Stelle derselben nur noch mehr oder minder zahlreiche, sehr kleine, fettglänzende, meist intensiv gelbe Körnchen übrig bleiben, die nicht die geringste Aehnlichkeit mit Chlorophyllkörnern darbieten; sie liegen in dem farblosen Zellsafte meist in unregelmässigen Gruppen. Diese Körnchen sind in Alkohol nicht löslich, geben aber ihre Farbe an diesen ab und nehmen alsdann mit Jodlösungen eine bräunlichgelbe Färbung an (*Cheiranthus Cheiri*, *Brassica Napus*, *Tropaeolum majus*); bei *Brassica Napus* fand ich sie unlöslich in kalter Kalilauge, auf Zusatz von konz. Schwefelsäure wurden sie zuerst undurchsichtig und nach 4—5 Minuten schön blau; in starker Salpetersäure wurden sie rasch entfärbt, schwoilen auf, und sahen dann wie Oeltropfen aus; in Chlorwasserstoffsäure zeigten sie keine merkliche Aenderung. Es scheint, dass diese durch Zerstörung des Chlorophylls im Finstern entstandenen Körnchen denen vollkommen gleichen, welche bei der herbstlichen Entleerung der Blätter in den Mesophyllzellen zurückbleiben (Flora 1863. p. 202), doch müssen darüber noch weitere Untersuchungen entscheiden. Die Methode der Beobachtung, deren Berücksichtigung bei etwaigen Nachuntersuchungen wünschenerth ist, wird aus der Beschreibung der näher untersuchten Fälle zu ersen sein.

Ein in einem grossen Blumentopfe vegetirendes Exemplar von *Brassica Napus* wurde Anfang Februar 1863 in einen grossen hölzernen Schrank gestellt; am 6. März hatte der etiolirte Blütenstamm sich im Finstern entwickelt, er besass mehrere etiolirte Blätter; die drei ältesten früher grünen Blätter waren gelb geworden, die nächst jüngeren waren fahl, zum Theil noch grün, die jüngsten noch ganz grün. Von jeder Veränderungsstufe wurde ein Theil frisch untersucht, ein anderer Theil derselben Blätter in Alkohol von 96% gelegt und nach 4 Tagen untersucht, um die Gegenwart oder das Fehlen der Stärke zu konstatiren; zu diesem Zwecke wurden von den mit Alkohol extrahirten Blättern zahlreiche, möglichst feine Schnitte angefertigt und diese in Kalilauge einige Minuten lang erwärmt, andere 24 Stunden lang in Kali gelegt, sodann mit Wasser ausgewaschen, mit Essigsäure neutralisirt, und endlich Jod-Glycerin zugesetzt<sup>1)</sup>.

Ein noch grünes Blatt besass unveränderte grüne Chlorophyllkörner, welche Stärke enthielten. — Ein fahlgrünes Blatt zeigte noch deutlich erkennbare Chlorophyllkörner von sehr hellgrüner Färbung und unregelmässiger Lagerung; ihr Durchmesser war etwa halb so gross als der bei normalen Chlorophyllkörnern dieser Pflanze; das Wichtigste war, sie enthielten keine Spur von Stärke mehr (nur in den Schliesszellen der Spaltöffnungen war noch solche vorhanden). Die vollständig vergilbten ältesten Blätter enthielten in jeder Mesophyllzelle 50—100 der beschriebenen kleinen glänzenden Körnchen, aber keine Spur von Stärke.

Völlig grüne, ausgewachsene, am 4. April 1863 abgeschnittene und in Wasser gestellte Blätter von *Brassica Napus* wurden binnen 10 Tagen ebenso vollständig gelb, wie die an der Pflanze befindlichen; das Vergilben beginnt am Saume, greift zwischen die grossen Nerven ein und nähert sich diesen immer mehr.

Ein am 15. Mai 1862 in das Helldunkel an die Hinterwand eines Zimmers ungefähr 12 Fuss von den Fenstern entfernt gestelltes *Tropaeolum majus* zeigte schon am 21. Mai die drei untersten Blätter völlig gelb, aber noch saftig, die nächst jüngeren bekamen fahle und gelbe Flecken, die übrigen waren noch grün. — Die Mesophyllzellen der ersten enthielten in dem wässerigen Zellsafte grössere ölartige Tropfen neben den kleinen glänzenden gelben Körnchen; 20stündiges Liegen der Blattstücke in Aether liess weder die Einen noch die Anderen verschwinden, in kochender Kalilauge verwandelten sie sich in eine schmierige Masse. Bei den gelbfleckigen Blättern enthielten die grünen Stellen noch deutliche Chlorophyllkörner, an anderen

1) Diese Methode der Stärkenachweisung ist vollkommen sicher, sie zeigt unter den schwierigsten Verhältnissen die allerkleinsten Stärkekörnchen im aufgequollenen Zustande schön blau oder violett. Der blosse Zusatz von Jodlösungen auf frische Präparate lässt in vielen Fällen die Existenz der Stärke zweifelhaft.



Stellen hatten sie sich von der Wand zurückgezogen und in den gelben Flecken war das Chlorophyll bereits ganz verschwunden und statt dessen Oeltropfen und kleine Körnchen vorhanden. Als die Pflanze vom Fenster weggenommen wurde, enthielten die Chlorophyllkörner verschiedener Blätter reichlich Stärke, die nun aus den genannten Blättern verschwunden war.

Im September 1863 stellte ich kräftig vegetirende Exemplare von *Tropaeolum majus* in die tiefe Finsterniss eines hölzernen Schrankes. Vorher wurden ältere und jüngere ausgewachsene Blätter abgeschnitten, zum Theil frisch, zum Theil nach Entfärbung in Alkohol untersucht. Die Chlorophyllkörner waren polygonal, an der Zellwand dicht gedrängt. Feine Schnitte der entfärbten Blätter mit Kalilösung, Wasser, Essigsäure, Jod in Glycerin behandelt, zeigten in jedem Chlorophyllkorn ein grosses Stärkekorn. Nach achttägigem Verweilen in dem finsternen Raume wurden die unteren gelben, die jüngeren gelb- und grünfleckigen und die noch völlig grünen Blätter zum Theil frisch untersucht, zum Theil in absoluten Alkohol gelegt und später in der angegebenen Weise auf Stärke geprüft.

In den noch völlig grünen Blättern waren die Chlorophyllkörner noch grün und an der Wand gelagert, ihre Stärkeeinschlüsse waren aber völlig verschwunden (nur die Spaltöffnungen enthielten noch Amylum); in den gelbfleckigen Blättern erschienen die Chlorophyllkörner fahl gefärbt, ihr Durchmesser auf weniger als die Hälfte reduzirt, zum Theil von der Wand getrennt und verschiedentlich gruppirt; von Stärke war keine Spur mehr vorhanden. Die völlig gelben Blätter zeigten auch hier grössere und kleinere, im farblosen Zellsafte gruppirte, orangegelbe Körnchen, welche in Alkohol farblos wurden. Am 13. Oktober wurden gesunde, makellose, grüne Blätter sammt dem Stiele von kräftig vegetirenden *Tropaeolum*-pflanzen abgeschnitten und in Wasser eintauchend in den finsternen Raum gestellt. Nach 6 Tagen war ein Blatt gelb, eines gelbfleckig und drei jüngere noch grün; die diesen Farbenveränderungen entsprechenden Zerstörungsgrade des Chlorophylls waren genau dieselben wie bei den vorigen, zumal war auch hier bei den grünen Blättern die Stärke aus den Chlorophyllkörnern schon meist verschwunden, nur stellenweise im Gewebe der Unterseite fand sich noch ein Wenig davon.

Bei *Tropaeolum majus*, wenigstens wenn es in Töpfen kultivirt wird, pflegen dieselben Farbenveränderungen an den älteren Blättern beginnend auch bei intensivem Lichte einzutreten, sobald die ersten Blüthen sich entfalten; ich habe mich überzeugt, dass hierbei genau dieselben Veränderungen des Chlorophylls stattfinden, obgleich die Blätter dem Lichte ausgesetzt sind; bei *Phaseolus multiflorus* beobachtete ich, dass die unteren Blätter einer an Wassermangel leidenden, am Lichte stehenden Pflanze erst fahl, dann gelb wurden; die Zersetzungsprodukte des Chlorophylls waren dieselben, wie bei einer anderen ebenso alten Pflanze, deren grüne Blätter sich im Finstern entfärbten.

Für den Versuch, die fortschreitende Zerstörung der Chlorophyllkörner an einem und demselben Blatte bei theilweiser Verdunkelung desselben zu studiren, ist *Begonia manicata* sehr geeignet. In jungen, bis zu 3 cm breiten, noch gefalteten Blättern derselben fand ich schön grüne, weich aussehende Chlorophyllkörner von 2—3 Mikromillim. Durchmesser, welche noch keine Stärke enthielten <sup>1)</sup>; in Blättern von 6—7 cm Breite und in den vollkommen ausgewachsenen von 15 cm sind die grösseren Chlorophyllkörner 8—10 Mikromillim. dick und kugelig, daneben finden sich in derselben Zelle auch weit kleinere; die letzteren enthalten keine oder sehr kleine Stärkeeinschlüsse und sind sattgrün, die grossen erscheinen heller, zuweilen fast farblos, weil ihre Stärkeeinschlüsse sich so ausgedehnt haben, dass die grüne Chlorophyllsubstanz nur noch einen mehr oder minder dünnen Ueberzug bildet. Die Stärke lässt sich hier viel besser als sonst durch einfachen Zusatz von Jodlösung an frischen Schnitten erkennen.

Am 17. Oktober wurden zwei kräftige Stöcke an ein Fenster gestellt, nachdem an drei Blättern schwarze Papiere so angebracht waren, das  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  der Lamina oben und unten dicht bedeckt und verfinstert war. Bei täglich 3—4 Stunden Sonnenschein und 16—19° C. Lufttemperatur fand ich nach 2 Tagen noch keinen Unterschied zwischen den beleuchteten und verfinsterten Stellen, mit Ausnahme des Umstandes, dass die ersteren heller grün erschienen als die letzteren; ein starker Sonnenschein am 20. Oktober erwärmte die schwarzen Papiere der Art, dass die bedeckten Blattstücke völlig verdarben.

Der Versuch wurde nun an einer der Pflanzen von Neuem begonnen, drei Blätter durch angesteektes schwarzes Papier an einzelnen Zellen verdunkelt und die Pflanze an ein Nordfenster gestellt.

Nach 10 Tagen (am 1. Novbr.) wurde an einem der Blätter die Bedeckung abgenommen; die verdunkelte Stelle war hier heller als die beleuchtete. Die Chlorophyllkörner der ersteren waren noch schön grün; eine sorgfältige Untersuchung frischer, und in Alkohol extrahirter Stücke der verdunkelten Stelle (welche ungefähr 30 qcm mass) zeigte noch in einzelnen Zellen etwas Stärke im Chlorophyll, meist aber war dieselbe völlig verschwunden, die Chlorophyllkörner dem entsprechend verkleinert. Die Temperatur hatte während jener Zeit von 15—20° C. geschwankt <sup>2)</sup>.

Am 5. November, also nach 15 Tagen, wurde ein zweites Blatt mit theilweise verdunkelter Lamina untersucht. Die verdunkelte Stelle war schmutzig-grün, viel heller als die beleuchtete, die Chlorophyllkörner waren in jener trotzdem noch schön grün, scharf begrenzt, noch ebenso gelagert wie

1) Wie schon Nägeli angiebt („Stärkekörner“, p. 299).

2) Das Verschwinden der Stärke aus den Chlorophyllkörnern wäre sicherlich viel rascher erfolgt, wenn die Pflanzen im freien Lande kräftig gewachsen wären, wie meine späteren Untersuchungen von 1884 zeigten. Zusatz 1892.

vor 5 Tagen, ihr Durchmesser war aber auf 3—4 Mikromillim. verkleinert. Die allermeisten Chlorophyllkörner der verdunkelten Stelle enthielten natürlich auch hier keine Spur von Stärke mehr, nur ganz vereinzelt zeigten noch solche.

Das dritte Blatt war nur durch eine einfache Lage schwarzen Papiers an einer Stelle verdunkelt und wie es scheint, konnte zwischen Blatt und Papier noch Licht eindringen; diesen Umständen schreibe ich es zu, dass noch am 25. November im Chlorophyll des verdunkelten Theils sich stellenweise Stärke vorfand, obwohl sie auch hier stellenweise völlig verschwunden war.

Bei den hier mitgetheilten Beobachtungen hatte mich besonders die Thatsache überrascht, dass die Amylumeinschlüsse im Finstern aus den Chlorophyllkörnern vollständig verschwinden können, noch bevor die Substanz selbst eine krankhafte Alteration erkennen lässt; andererseits können Stärkekörner, welche nicht vom Chlorophyll umschlossen sind, wie die in den unterirdischen Knollen, sich in beständiger Finsterniss befinden, ohne sich aufzulösen.

Es scheint demnach, dass die nächste Ursache der Auflösung im ersten Falle in der grünen Chlorophyllsubstanz selbst zu suchen ist, und ich wurde so zu der Annahme geleitet, dass das grüne Chlorophyll zweierlei und entgegengesetzte Wirkungen übe, dass es 1. unter dem Einfluss intensiven Lichtes Stärke in sich selbst erzeugt und dass es dieselbe 2. im Finstern wieder auflöse. Um diese Annahme zu rechtfertigen und sie für weitere Folgerungen sicher zu stellen war es nöthig, den Nachweis zu liefern, dass die Chlorophyllkörner, welche im Finstern ihre Stärkeeinschlüsse verloren haben, aber noch grün sind, auch noch lebensfähig und gesund genannt werden dürfen. Dieser Nachweis konnte dadurch geliefert werden, dass ich versuchte, in solchen Chlorophyllkörnern, welche ihre Stärke schon einmal im Finstern verloren hatten, durch den Einfluss des Lichtes abermals Stärke entstehen zu lassen. Dieser Versuch ist über alles Erwarten geglückt: die Chlorophyllkörner haben, wie meine Beobachtungen zeigen, die Fähigkeit, zuerst Stärke zu erzeugen, dieselbe im Finstern aufzulösen und endlich abermals Stärke in sich zu bilden, je nach der Art der Belichtung, der sie ausgesetzt sind.

Der erste Versuch, den ich in dieser Richtung anstellte, fiel in den Winter 1863—1864 und verlief bei der niederen Temperatur sehr langsam.

Eine der oben erwähnten Begonien wurde am 25. November 1863 in einen grossen hölzernen Kasten gestellt und so verdunkelt; das Zimmer wurde zwar täglich geheizt, die Temperatur der Luft stieg aber nur selten über 15° C. und fiel Nachts nicht selten auf 6—8° C. Am 3. Februar 1864, also nach 9 Wochen, waren die beiden ältesten Blätter verdorben, die übrigen aber noch schön grün. Von dem untersten und zweiten gesunden (völlig ausgewachsenen) Blatte schnitt ich mit Schonung des Mittel-



nerven die Hälfte der Lamina ab und konstatierte in der angegebenen Art, dass in den Chlorophyllkörnern beider keine Spur von Stärke mehr enthalten war. Die Pflanze wurde nun an ein Südfenster gestellt, wo sie bis zum 22. März (bei  $10-15^{\circ}$  C.) dem Lichte ausgesetzt blieb. Nach 7 Wochen wurden nun auch die beiden noch übrigen Blatthälften abgenommen und in derselben Weise auf Stärke untersucht. Es zeigte sich, dass das ältere beider halben Blätter durch die Dunkelheit früher gelitten hatte und nun während der gewöhnlichen Beleuchtung zu vergilben anfang; in seinen Chlorophyllkörnern zeigte sich keine Stärke; dagegen hatten sich in der zweiten Blatthälfte von Neuem Stärkekörner gebildet, und zwar so grosse, dass sie ohne Reagens innerhalb der Chlorophyllsubstanz deutlich zu sehen waren, die angegebene Methode wurde dennoch angewendet und liess nicht den leisesten Zweifel, dass in denselben Chlorophyllkörnern, welche ihre Stärke bis zum 3. Februar im Finstern verloren hatten, nun von Neuem solche entstanden war.

Viel glänzender gestaltete sich das Resultat durch den raschen Verlauf der Vorgänge bei drei gleichzeitig angestellten Versuchen im Juli 1864, wo die hohe Temperatur sowohl das Verschwinden als die Neubildung der Stärke im Chlorophyll beschleunigte.

Am 21. Juli wurde eine *Nicotiana Tabaeum* mit 10 Blättern, ein *Tropaeolum majus* mit 18 Blättern, ein *Geranium peltatum* mit 20 Blättern (alle drei Pflanzen in Töpfen am Fenster erwachsen) zum Versuch genommen.

Von jeder dieser Pflanzen wurde zunächst am 1., 3., 5., 7., 9., u. s. w. Blatte  $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$  der Lamina abgeschnitten und in Alkohol gelegt. Darauf wurden die Pflanzen selbst in einen Wandsehrank gestellt, wo sie eine tiefe Finsterniss vorfanden.

Am 23. Juli, nach 48 Stunden, wurde von jeder Pflanze am 1., 3., 5., 7. u. s. w. Blatte abermals  $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$  der Lamina abgeschnitten und in Alkohol gelegt; die Pflanzen selbst blieben noch im Finstern.

Am 26. Juli, also nach 5 Tagen, wurde von jedem 2., 4., 6., 8. u. s. w. Blatte  $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$  der Lamina abgeschnitten und in Alkohol gelegt.

Die Pflanzen wurden nun am 26. wieder an ein Ostfenster gestellt und am 31. Juli, also nach 5tägiger Beleuchtung, schnitt ich abermals von jedem 2., 4., 6., 8. u. s. w. Blatte Stücke ab und legte sie in Alkohol.

Die Temperatur in dem finstern Raume hatte vom 21. bis 26. Juli zwischen  $20$  und  $28^{\circ}$  C. geschwankt (die Mauer, in welcher der Wandsehrank sich befindet, wird von der Sonne getroffen); als die Pflanzen wieder am Lichte standen, 29. bis 31. Juli, betrug die Lufttemperatur in ihrer Nähe  $19-26,5^{\circ}$  C.

Die in Alkohol gelegten und am Lichte entfärbten Blattstücke wurden genau in derselben Art untersucht. Von jeder Probe wurden 30—40 feine Querschnitte hergestellt, diese 48 Stunden lang in sehr starker Kalilauge

liegen gelassen, dann mit Wasser ausgesüsst, mit Essigsäure neutralisirt und endlich Jodglycerin zugesetzt.

Das Resultat war folgendes:

Am 21. Juli enthielten die Chlorophyllkörner der bis dahin am Fenster gestandenen Pflanzen in allen Mesophyllzellen reichlich Stärke. Nach 48-stündiger Finsterniss zeigten die Chlorophyllkörner derselben Blätter von *Nicotiana* und *Tropaeolum* keine Spur von Stärke mehr, die Chlorophyllkörner waren meist noch wohl erhalten, stellenweise fingen sie an, ein etwas verändertes Aussehen anzunehmen. Bei *Geranium peltatum* war die Stärke aus den Chlorophyllkörnern ebenfalls fast überall verschwunden, nur an einzelnen Blattstellen fanden sich noch deutliche Ueberreste; die Chlorophyllkörner selbst waren hier schön erhalten, länglich-rund, scharf konturirt.

Nach 5tägigem Verweilen im Finstern war bei allen drei Arten die Stärke der Chlorophyllkörner bis auf die letzte Spur verschwunden, bei *Nicotiana* und *Tropaeolum* war die grüne Substanz selbst schon der Form nach alterirt, feinkörnig, nicht mehr deutlich konturirt. Die Chlorophyllkörner von *Geranium* hatten auch jetzt noch ihre Form bewahrt.

Wie immer bei derartigen Vorgängen, hatten auch diesmal die Schliesszellen der Spaltöffnungen ihre Stärkekörner behalten. Die nach fünftägiger Beleuchtung abgeschnittenen Blätter zeigten nun abermals in allen Chlorophyllkörnern sämtlicher Mesophyllzellen die neu entstandenen Amylumeinschlüsse, die bei *Nicotiana* und *Geranium* in jedem Chlorophyllkorn aus mehreren Stärkekernen bestehen; die letzteren waren so gross, dass sie ohne Vorbereitung durch Jodlösung schön gebläut innerhalb der sie umschliessenden grünen Substanz sichtbar gemacht werden konnten. Die Chlorophyllkörner selbst waren gewachsen, hatten ihr normales Aussehen wieder gewonnen, erschienen dicht gedrängt und polygonal.

Die Thatsache, dass die Chlorophyllsubstanz unter dem Einflusse des Lichtes Amylum erzeugt, dasselbe im Finstern auflöst und unter abermaligem Lichteinflusse wieder bildet, führt zu einer für die Theorie der Assimilation und Stoffbewegung wichtigen Folgerung; wir dürfen annehmen, dass in den grünen Blättern täglich ein periodischer Wechsel stattfindet, dass am Tage in jedem Chlorophyllkorn Stärke gebildet, in der folgenden Nacht aber theilweise wieder aufgelöst wird: wenn bei meinen Versuchen binnen 48 Stunden sämtliche Stärke aus den Chlorophyllkörnern schwand, so ist man berechtigt anzunehmen, dass in einer Sommernacht von 8 Stunden  $\frac{1}{6}$  davon verschwindet; und da, wie meine Untersuchungen an diesen Pflanzen zeigen, mit zunehmendem Alter der Blätter, die Amylumeinschlüsse in ihrem Chlorophyll immer grösser werden, so muss man schliessen, dass die tägliche Neubildung stärker ist als die nächtliche Auflösung<sup>1)</sup>.

1) Dass die Auflösung und Fortführung der im Chlorophyll erzeugten Stärke während einer Sommernacht vollständig erfolgt und dass neu assimilirte Stärke in

Dürfen wir nun annehmen, dass die in der Nacht verschwindende Stärke der Chlorophyllkörner wirklich zerstört wird? es ist möglich, dass ein Theil davon durch den nächtlichen Athmungsprozess in Kohlensäure und Wasser zerfällt, aber die grünen Blätter sind ja die Assimilationsorgane, ihre Produkte gehen nachgewiesenermassen in den Stamm über, um sich dort zeitweilig abzulagern und das Material zum Wachsthum neuer Organe zu liefern; in sofern ist es gewiss richtiger anzunehmen, dass der grössere Theil der nächtlich verschwindenden Stärke der Chlorophyllkörner in Form einer Lösung (als Zucker, vielleicht in anderer Form) durch die Blattstiele dem Stamme zufliesst. Weitere Untersuchungen werden diese Frage hoffentlich entscheiden. Mit der von mir früher entwickelten Theorie der Bedeutung der Stärkebildung der Chlorophyllkörner für die gesammte Ernährung der Pflanze<sup>1)</sup> hängen jene Thatfachen innig zusammen, obwohl beide auf ganz verschiedenen Wegen gewonnen wurden.

Die durch den Wechsel von Tag und Nacht hervorgerufene Periodicität im Lebenslauf chlorophyllbildender Algen haben schon Alexander Braun<sup>2)</sup> zu einer Anschauungsweise hingeführt, welche mit den von mir gewonnenen Resultaten recht wohl harmonirt; „alle diese Beobachtungen, sagt er (a. a. O. p. 241), geben das gemeinsame Resultat, dass die Auflösungs- und Entbildungsvorgänge, die bedeutenderen wie die geringeren, unter Einfluss bestimmter Wärmegrade, bei Nacht eintreten, während sie auf der anderen Seite die Erfahrung bestätigen<sup>3)</sup>, dass der Einfluss des Lichtes die Gestaltungsvorgänge, Stoffbildung sowohl als Formbildung der Pflanze hervorruft.“

Bonn, den 21. August 1864.

Chlorophyll schon am Vormittag wenige Stunden nach Sonnenaufgang nachzuweisen ist, wenn die Pflanzen im Freien kräftig wachsen, habe ich 1884 in der hier folgenden Abhandlung bewiesen. Zusatz 1892.

<sup>1)</sup> Jahrb. f. wiss. Bot. III., p. 183 ff.; Flora 1863, No. 4; botan. Zeitg. 1862, No. 44.

<sup>2)</sup> „Verjüngung in der Natur“, p. 235 ff.

<sup>3)</sup> Ueber den letzten Theil dieses Satzes vergl. meine Abhandlung „Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung“ botanische Zeitung 1863. (Zugleich zeigen diese verschwommenen Ausdrücke Braun's, was man damals unter Pflanzenphysiologie verstand. Zusatz 1892.)



## XVII.

### Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter.

1884.

(Aus Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. III., p. 1 ff.)

Bei den hier zu beschreibenden Untersuchungen verfolgte ich den Zweck, die Stärkebildung im Chlorophyll der Blätter und das Verschwinden dieses Assimilationsproduktes unter normalen Vegetationsbedingungen kennen zu lernen, also bei Pflanzen, welche, im freien Lande eingewurzelt, zu kräftiger Entfaltung gelangen und dabei ebenso der Gunst wie der Ungunst des Wetters in jeder Weise ausgesetzt sind.

Die Untersuchungen wurden im Laufe des Juni, Juli und August, einige ergänzende auch Anfang Oktober 1883 gemacht; es gab abwechselnd grosse Hitze bei kräftigem Sonnenschein; dann trübes Wetter und Regen; wiederholt traten starke Depressionen der Temperatur ein; das Alles war jedoch kein Hinderniss, sondern gerade für meinen Zweck erwünscht.

Manche der gewonnenen Ergebnisse können als feststehend betrachtet werden und scheinen mir nicht ohne Belang; daneben theile ich aber auch gelegentliche Wahrnehmungen oder noch unvollendete Untersuchungen mit, die ich einstweilen aus Mangel an Zeit und geeignetem Pflanzenmaterial nicht weiterführen konnte. Vor allem war es eben nöthig, sich auf diesem vielversprechenden Gebiete erst einmal zu orientiren, zu sehen, was sich machen lässt, ganz besonders aber geeignete Beobachtungsmethoden zu finden, und ihre Brauchbarkeit zu probiren.

Um weiterhin nicht immer binäre Namen benutzen zu müssen, will ich hier sogleich die Pflanzenspecies nennen, mit denen ich mich näher befasst habe; es wird dann genügen, im Text nur die Gattungsnamen in Kürze anzugeben; es handelt sich hier um folgende Arten:

Helianthus annuus.	Nicotiana Tabacum.	Aesculus Hippocastanum.
Phaseolus multifl.	Atropa Belladonna.	Catalpa Bungei.
Cucurbita Pepo.	Tropaeolum majus	Morus alba.
Humulus Lupulus.	Juglans regia.	Ampelopsis quinquefolia.
Datura Stramonium.	Vitis Labrusca.	Aristolochia Siphon.
Solanum tuberosum.	Populus Sinoni.	Rheum officinale.
	Beta cycla.	

Es sind also Dikotylen der verschiedensten Familien; die Monokotylen und Kryptogamen habe ich aus verschiedenen Gründen einstweilen ausgeschlossen.

### § 1. Die Jodprobe.

Wenn man, wie ich es vor 22 Jahren that, die Stärke im Chlorophyll mikrochemisch aufsucht, und dabei die jetzt längst allgemein bekannte Methode anwendet, so kann man entscheiden, ob die Chlorophyllkörner überhaupt Stärke enthalten oder nicht; auch ist es möglich, zu erkennen, ob viel oder wenig Stärke vorhanden, ob unter Umständen eine Vermehrung oder Verminderung eingetreten ist. Allein die Untersuchung ist sehr zeitraubend, wenn es darauf ankommt, eine übersichtliche Vorstellung von dem Stärkegehalt zahlreicher, zumal grösserer Blätter zu gewinnen, denn es steht ja nicht im voraus fest, dass alle Theile eines umfangreichen Blattes zur selben Stunde gleichen Stärkegehalt zeigen müssen, und dass verschiedene Blätter derselben Pflanze zur selben Zeit sich gleichartig verhalten; aber gerade darüber wollte ich Gewissheit haben.

Manche sehr wichtige Fragen der Ernährung finden eine genügende Beantwortung schon dann, wenn man nur mit Bestimmtheit konstatiren kann, ob überhaupt Stärke im Mesophyll enthalten ist oder nicht, ob eine deutliche Vermehrung oder Verminderung derselben stattgefunden hat; es ist durchaus nicht immer nöthig, Zahlen angeben zu können, weiterhin werde ich freilich zeigen, dass auch das Gewicht der durch Assimilation gewonnenen oder der aus den Blättern verschwundenen Stärke auf sehr einfachem Wege gefunden werden kann. Es kommt also zunächst darauf an, die Stärke in den Blättern makroskopisch nachzuweisen, wie ich es seit langer Zeit zum Zweck der Demonstration in Vorlesungen zu thun pflege, wobei es ja unbenommen bleibt, jederzeit auf mikroskopischem Wege etwaige Zweifel zu lösen.

Kocht man grüne, frisch geerntete Blätter etwa 10 Minuten lang in Wasser, so wird der grösste Theil der im Wasser löslichen Stoffe extrahirt, ohne dass das Gefüge des Blattgewebes allzusehr leidet; man kann die Blätter, oder grössere Stücke derselben nach dem Kochen noch bequem als feste Lamellen mit der Pincette herausheben, ohne dass sie zerreißen, was für meinen Zweck durchaus nöthig ist.

Der Farbstoff des Chlorophylls bleibt bekanntlich bei dem Kochen im Blatt, gewöhnlich sogar ändert sich der Farbenton nicht einmal; nur wenn gewisse Pflanzensäuren in den Blättern vorhanden sind, wie bei Vitis, Oxalis, Rheum u. a., verändert sich die Färbung des Chlorophylls, was aber für uns hier ohne Bedeutung bleibt.

Legt man nun die gekochten Blätter in starken Alkohol (96 %), so wird der Farbstoff des Chlorophylls ausgezogen und mit ihm zugleich alle anderen Stoffe, welche in Alkohol löslich sind.

Das Blatt wird also im wesentlichen von den Stoffen befreit, welche in kochendem Wasser und in Alkohol überhaupt löslich sind. Das Blattgewebe ist demnach hinreichend gereinigt, um die nun folgende Jodreaktion auf Stärke ungehindert durch andere Stoffe deutlich hervortreten zu lassen.

Die gekochten Blätter entfärben sich im Alkohol gewöhnlich vollständig und erscheinen dann weiss wie gewöhnliches Papier, so z. B. bei *Tropaeolum*, *Helianthus*, *Solanum*, *Cucurbita*, *Datura*, *Phaseolus* u. a.; in manchen Fällen, besonders wie es scheint bei Holzpflanzen, und wie ich vermüthe in Folge der Gegenwart grösserer Gerbstoffmengen, bleiben die Blätter nach der Extraktion braun und sind dann für manche Zwecke der Jodreaktion nicht geeignet.

Es ist leicht wahrzunehmen, dass die Extraktion des Chlorophylls unter dem Einfluss direkten Sonnenlichtes viel rascher vor sich geht, als im Schatten; offenbar vorwiegend in Folge der starken Erwärmung durch die Sonnenstrahlen; ich habe daher, um rasch zum Ziel zu gelangen, was bei manchen Beobachtungen durchaus nöthig ist, das Verfahren eingeschlagen, den Alkohol auf 50—60° C. zu erwärmen, indem ich das Gefäss in heisses Wasser stellte; die vollständige Entfärbung der Blätter geht dann oft in wenigen Minuten vor sich, und ist jedenfalls in 15—30 Minuten vollendet.

Bei Blättern von lederartiger Konsistenz, wie denen von *Populus* u. a., geht die Extraktion mit Alkohol sehr langsam vor sich, in Folge der ausserordentlich geringen Diffusibilität des grünen Farbstoffs, von der man sich auch sonst leicht überzeugen kann. In solchen Fällen, wo man 10—12 und mehr Stunden, selbst Tage verlieren würde, kann man dadurch zum Ziel gelangen, dass man dem kochenden Wasser einige Kubikcentimeter starker Kalilauge zusetzt, worauf dann die Extraktion im Alkohol binnen wenigen Stunden vollendet ist.

Die meisten Demonstrationen in Vorlesungen über Pflanzenphysiologie leiden an dem Uebelstand, dass die betreffenden Vorgänge sehr langsam verlaufen und daher im Laufe einer Vorlesung nicht deutlich gezeigt werden können. Dies ist selbst bei der Extraktion des Chlorophylls aus Blättern der Fall. Es wird daher vielleicht Manchem willkommen sein, zu wissen, wie man diesen Vorgang binnen wenigen Minuten demonstrieren kann: man benutzt am besten ausgewachsene Blätter von *Tropaeolum*, die man während der Vorlesung einige Minuten in kochendes Wasser steckt und dann in ein Gefäss mit heissem Alkohol überträgt; der grüne Farbstoff tritt dann sofort in den Alkohol über und nach 2—3 Minuten kann man das völlig entfärbte Blatt aus dem prachtvoll grünen Alkohol herausziehen, um es sodann, wenn erwünscht, binnen wenigen Minuten in einer starken alkoholischen Jodlösung durch die nun eintretende Jodreaktion völlig schwarz oder hellgelb erscheinen zu lassen, je nachdem man an einem kleinen Abschnitt des



Blattes vorher schon den Stärkegehalt oder die Abwesenheit der Stärke festgestellt hat.

Bei Untersuchungen der Art, wie sie in Folgendem beschrieben werden, ist es zweckmässig, grössere Quantitäten von Alkohol zu verwenden; ich benutzte Gefässe (Bechergläser) von 1—2 Liter Inhalt; auch muss, wenn man rasche und vollständige Entfärbung der Blätter wünscht, der Alkohol öfter erneuert werden, da er sich bei häufigem Gebrauch sehr bald mit Chlorophyll und anderen Extraktivstoffen sättigt, also unwirksam wird.

Die extrahirten Blätter oder Blattstücke bringe ich nun in eine starke Jodlösung, von der ich 1—2 Liter in einem Glaszylinder mit eingeschliffenem Stopfen vorrätig halte. Ich verwendete anfangs eine Auflösung von Jod in Jodkalium, später jedoch ausschliesslich eine alkoholische Jodlösung, die man am besten dadurch herstellt, dass man ein grösseres Quantum Jod in starkem Alkohol auflöst und diesem dann soviel destillirtes Wasser zusetzt, bis die Flüssigkeit etwa die Farbe eines dunklen Bieres besitzt.

Die Blätter oder Blattstücke bleiben nun je nach Umständen eine halbe, oder 2—3 oder selbst mehr Stunden in der Jodlösung, d. h. so lange, bis keine Farbenänderung mehr eintritt, denn es ist für unsere Zwecke nöthig, dass sich das Blattgewebe mit Jod vollständig sättigt.

Enthalten die untersuchten Blätter gar keine Stärke im Chlorophyll, so nehmen sie in der Jodlösung eine hellgelbe oder ledergelbe Färbung an; sind sie dagegen sehr reich an Stärke, so erscheint nach einiger Zeit das Mesophyll tief schwarz gefärbt, während (besondere Umstände abgerechnet) die Rippen sowohl, wie die im Mesophyll netzartig verzweigten dünnen Nerven farblos bleiben.

Die mit Jod gesättigten Blätter hebe ich nun mit der Pincette heraus und lege sie in einen mit reinem Wasser gefüllten weissen Porzellanteller, der am Fenster placirt ist. Auf dem weissen Untergrund hebt sich nun die Jodfärbung des Mesophylls völlig deutlich ab, und man ist im Stande, zahlreiche Abstufungen der Jodfärbung, also auch des Stärkereichthums deutlich zu unterscheiden. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur Blätter der Kartoffel, der Sonnenrose, des Kürbis u. a. bei Sonnenaufgang und zu verschiedenen Tagesstunden der beschriebenen Behandlung zu unterwerfen, und sie sämmtlich in der angegebenen Weise im Wasser liegend zu besichtigen.

Nach meinen sehr zahlreichen Beobachtungen scheint es mir zweckmässig, einige bestimmte Ausdrücke für die mit Jod gesättigten Blätter aufzustellen. Ich unterscheide folgende Färbungen der mit Jod gesättigten Blätter:

1. hellgelb oder ledergelb (keine Stärke im Chlorophyll),
2. schwärzlich (sehr wenig Stärke im Chlorophyll),

3. matt schwarz (reichlich Stärke),
4. kohlschwarz (sehr reichlich Stärke),
5. metallisch glänzend schwarz (Maximum des Stärkegehalts).

Ich will \*gleich hier bei dieser Gelegenheit eine Thatsache hervorheben, die zu weiteren Untersuchungen Anlass geben dürfte. Es ist nämlich im Sommer eine gewöhnliche Erscheinung, dass Blätter, welche noch nicht das Maximum von Stärke enthalten, oder bereits einen Theil derselben verloren haben, auf der Oberseite nur schwärzlich oder braun erscheinen, während die Unterseite des Gewebes kohlschwarz oder selbst metallisch glänzend ist. Umgekehrt fand ich die Sache am 1. Oktober Abends 5 Uhr nach einem trüben, regnerischen Tage von 6—11° C., bei der Kartoffel, Datura, Phaseolus, Vitis Labrusca, Helianthus, Juglans und Populus, wo die Unterseite sehr wenig oder gar keine Stärke enthielt, während die Oberseite bei der Jodprobe kohlschwarz wurde.

Das beschriebene Verfahren, d. h. das Kochen in Wasser, die Extraktion in Alkohol und die schliessliche Färbung in Jod werde ich künftighin der Kürze wegen einfach als „Jodprobe“ bezeichnen, und ich bemerke ausdrücklich, dass, wenn im Texte gesagt wird, es sei die Jodprobe angewendet worden, darunter keineswegs die Jodreaktion allein, sondern immer das ganze beschriebene Verfahren gemeint ist.

Die so behandelten Blätter oder Blattstücke kann man beliebig lange in schwachem Jodalkohol aufbewahren, sie als Belege oder als Demonstrationsobjekte benutzen, und da es sich bei der Untersuchung gewöhnlich um die Frage handelt, ob eine Zu- oder Abnahme von Stärke eingetreten ist, so kann man immer die früher hergestellten Objekte mit den späteren bequem vergleichen, nur müssen dieselben vorher immer hinreichend lange in derselben Jodlösung gelegen haben.

Bei der Jodprobe, wo es immer auf völlige Sättigung der kleinen Stärkekörnchen im Chlorophyll mit Jod abgesehen ist, nehmen dieselben nicht die bekannte blaue, sondern eine tiefschwarze Färbung an, indessen kann man, wenn es erwünscht sein sollte, nicht selten auch nach der Jodprobe die blaue Färbung hervorrufen, wenn man die Blätter einige Stunden lang in einem mit Wasser gefüllten Teller offen liegen lässt.

Bevor ich auf die eigentliche Anwendung der Jodprobe bei meiner Untersuchung eingehe, ist es vielleicht nicht ganz überflüssig, zweier Thatsachen zu erwähnen, die man ebenfalls bei Vorlesungen zur Demonstration benutzen kann. Man kann z. B. die Jodprobe dazu benutzen, die völlige Abwesenheit der Stärke in solchen Blättern zu demonstrieren, die sich im Finstern vollständig entwickelt haben und dann bekanntlich gelb gefärbt sind. Ich habe in meinem Buche: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ p. 498 ein Verfahren abgebildet, durch welches man bei Cucurbita etiolirte Blätter von einer Grösse, die sich vor der normaler grüner Blätter kaum

unterscheidet, gewinnen kann; es interessirte mich, speziell in diesem Falle zu wissen, ob sich nicht etwa, von den grünen Blättern derselben Pflanze ausgehend, Stärke in diesen grossen etiolirten Blättern ansammelt. Die Jodprobe zeigt aber, dass sie immer völlig frei davon sind, selbst dann, wenn sich in dem finstern Raum eine Frueht von einigen (bis zwölf) kg Gewicht bildet, d. h. also, wenn von den grünen Theilen her eine sehr beträchtliche, 6—8 Wochen dauernde Einwanderung von Assimilationsprodukten in den etiolirten Theil der Pflanze stattfindet.

Einen besonders ansprechenden und lehrreichen Vorlesungsversuch kann man mit panachirten Blättern jeder beliebigen Art anstellen, um zu beweisen, dass bei der Jodprobe die Stärke ausschliesslich in denjenigen Theilen der Blätter entsteht, welche Chlorophyll enthalten. Diese Stellen färben sich, wenn die Blätter am Licht assimiliert haben, bei der Jodprobe schwarz, wogegen die im lebenden Blatt farblosen oder doch ehlorophyllfreien (chlorotischen) Stellen farblos bleiben, also keine Stärke enthalten. Sehr geeignet sind zu einem derartigen Versuch die bunten Blätter von *Coleus*, bei denen eine unendliche Mannigfaltigkeit der grünen, farblosen, rothen, gelben und braunen Stellen zu finden ist, und da die Blätter sehr zart sind, so kann man sie raseh extrahiren und in kurzer Zeit die Jodprobe selbst in der Vorlesung anstellen. Besonders geeignet sind solche *Coleus*blätter, die einen weissen, breiten Rand haben.

Noch schönere Präparate, aber erst nach längerem Liegen in Jodlösung geben die panachirten lederartigen Blätter von *Sanehezia* und *Codiaeum variegatum*, die sich besonders ihrer Haltbarkeit wegen zu längerer Aufbewahrung für spätere Demonstrationen eignen.

Schliesslich noch einige Bemerkungen über die Auswahl der Blätter für die zu beschreibenden Beobachtungen. Es ist im Folgenden überall nur von völlig ausgewachsenen, durchaus gesunden und fehlerfreien Blättern die Rede, von Blättern, die als fertige und vollkräftige Assimilationsorgane der Pflanze funktioniren; die Vergleichung junger und alter, kranker und sonstwie abnormer Blätter war gänzlich ausgeschlossen. Um mit Gewissheit sagen zu können, dass dasselbe Blatt z. B. bei Sonnenaufgang keine Stärke enthält, Nachmittags aber damit erfüllt ist, dass dasselbe Blatt am Vormittag gewöhnlich weniger als am Naehmittag enthält, um sicher zu sein, ob die vorhandene Stärke erst vor einigen Stunden entstanden ist, oder nicht etwa vom vorigen Tage her noch restirt u. s. w., hat man ein sehr einfaches Mittel, wenn man Stücke desselben Blattes zu verschiedenen Zeiten abschneidet und sofort der Jodprobe unterwirft. Gewöhnlich genügt es, zwei Beobachtungen an einem Blatt zu maehen, und mit Rücksicht auf die Symmetrie, die sich auch betreffs der Assimilation im Blatt geltend maecht, schneide ich zuerst die eine Längshälfte des Blattes mit sorgfältiger Schonung der Mittelrippe ab; die andere Hälfte der Lamina bleibt an dem Stiel und in



Verbindung mit der Pflanze, um erst später der Beobachtung unterzogen zu werden; die zurückbleibende Hälfte wird durch das Abschneiden der anderen in ihrer Ernährungsfunktion durchaus nicht gestört; sie kann wochen- und monatelang gesund und frisch bleiben.

Es wäre durchaus unzweckmässig, zuerst etwa die vordere Hälfte mit der Spitze, und später das Basalstück mit dem Stiel abzusehneiden, um die Stärkeveränderungen desselben Blattes durch die Jodprobe kennen zu lernen. Vielfache Erfahrung zeigte mir nämlich, dass die Stärke oft in der Blattspitze noch reichlich vorhanden ist, während die Basis der Lamina sich schon entleert hat.

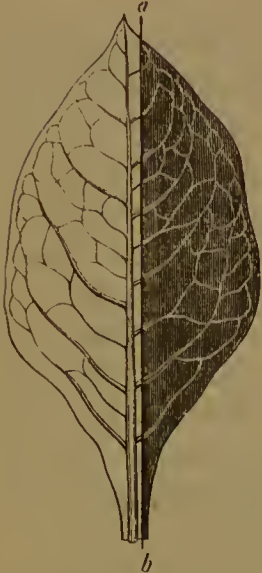


Fig. 15.



Fig. 16.

Fig. 15. und 16 aus meinen „Vorlesungen über Pfl.-Physiol.“ 1887, p. 297, Darstellung der Jodprobe; die dunkelen Theile sind die stärkehaltigen.

Fig. 15. Blatt von *Atropa*; die rechte Hälfte am Abend neben dem Mittelnerv abgeschnitten, die linke während der Nacht stärkefrei geworden.

Fig. 16. Blatt von *Funkia*, nachdem ein Stanniolstreifen aufgelegt war, der Jodprobe unterworfen.

Bei zusammengesetzten oder gefiederten Blättern (*Kartoffel*, *Juglans*, *Ampelopsis* u. s. w.) nehme ich zur Vergleichung zuerst die Foliola von einer Seite der Mittelrippe, und später die Foliola der anderen Seite, oder auch Hälften derselben Foliola.

Gewöhnlich könnte man sich auch damit begnügen, zu verschiedenen Tageszeiten ganze, an einem Spross benachbarte Blätter zu untersuchen, da sich dieselben meist ganz gleichartig verhalten. Trotzdem ist die an-

gegebene Vorsichtsmassregel doch nicht überflüssig, denn es kommen Fälle vor, wie ich namentlich bei *Tropaeolum majus* wiederholt fand, wo ganz gleichartig aussehende Blätter eines und desselben Sprosses sich doch ganz verschieden verhielten: das eine war an Stärke reich zu derselben Zeit, wo das andere stärkearm oder selbst stärkefrei war; in solehem Falle könnten bei Nichtbeachtung der angegebenen Methode grosse Irrthümer stattfinden.

## § 2. Stärkegehalt der Blätter zu verschiedenen Tageszeiten und bei verschiedenem Wetter.

Die im Folgenden angegebenen Temperaturen wurden an einem, nicht weit von den Versuchspflanzen, an einem Baume aufgehängten sehr grossen Alkoholthermometer abgelesen; dasselbe, an der Nordseite eines Birkenstammes

angeschraubt, konnte nur Nachmittags während kurzer Zeit von der Sonne getroffen werden, die Temperaturangaben werden davon aber nicht berührt.

Da ich früher gefunden hatte, dass die Stärke aus dem Chlorophyll der Blätter verschwindet, wenn man die Pflanzen längere Zeit in einem finsternen Raume oder im tiefen Schatten wachsen lässt, und ebenso aus einzelnen Stellen von Blättern, die man durch Auflegen von Stanniol oder Papier verdunkelt hat, so war selbstverständlich zu erwarten, dass die bei Sonnenaufgang im Garten abgeschnittenen Blätter bei Anwendung der Jodprobe sich ärmer an Stärke zeigen würden, als am vorhergehenden Abend. Das bestätigte sich nicht nur, sondern meine Erwartung wurde weit übertroffen durch die Wahrnehmung, dass bei einer grösseren Zahl von Arten die am Abend vorhandene Stärke während der Nacht vollständig verschwindet, so dass die Blätter bei Sonnenaufgang völlig stärkefrei sind. So fand ich es zwischen dem 20. Juni und 4. Juli, wo die Nächte sehr warm waren, bei *Helianthus*, *Solanum*, *Nicotiana*, *Cucurbita*, *Humulus*, *Datura*, *Atropa*, *Phaseolus*, *Juglans*, *Vitis*, *Populus*, *Aesculus*.

Die Präcision, mit der die Entleerung der Blätter im Laufe der wenigen Nachtstunden stattfindet, ist in der That überraschend, nicht minder aber die Energie, womit schon in den frühen Morgenstunden nach Sonnenaufgang die Stärkebildung im Chlorophyll wieder eintritt. Zuweilen findet man Blätter, die bei Sonnenaufgang zwischen 4 und 5 Uhr Morgens gänzlich stärkefrei waren, schon 2—3 Stunden später sehr reich an Stärke.

Anders verhält es sich in kühlen Nächten; manche Arten lassen auch bei niedriger Temperatur die Stärke aus ihren Blättern verschwinden, während andere nur theilweise oder gar nicht entleert werden. Am 8. August nach einer kalten Nacht fand ich bei Sonnenaufgang und bei einer Lufttemperatur von 9° C. die Blätter von *Helianthus*, *Solanum*, *Datura*, *Atropa*, *Aesculus* völlig entleert, d. h. stärkefrei, nachdem sie am vorhergehenden Abend sich als sehr stärkereich erwiesen hatten.

In derselben Nacht waren dagegen die Blätter von *Phaseolus*, *Ampelopsis*, *Aristolochia* zwar viel ärmer an Stärke als am Abend, aber doch nicht ganz entleert. In solchen Fällen ist gewöhnlich die Basis der Blattspreite stärker entleert als die Spitze. Die Blätter von *Dioscorea* *Batatas* waren am Morgen ganz erfüllt mit Stärke, besonders auffallend trat die Verschiedenheit am 3. August Morgens 5 Uhr bei 8° C. hervor: *Helianthus* war ganz entleert. *Catalpa* und *Morus* zeigten dagegen ihre Blätter noch ganz mit Stärke erfüllt.

Zur Vergleichung mit dem Verhalten der Blätter bei trübem, regnerischem, kaltem Herbstwetter (Temp. zwischen 6 und 11° C.) führe ich noch folgende Beobachtungen an. Den 1. Oktober fand ich 5 Uhr Abends in den Blättern von Kartoffel, *Datura*, *Phaseolus*, *Vitis* *Labr.*, *Helianthus*, *Juglans*, *Populus* auf der Oberseite viel Stärke, bei Kürbis, Tabak, *Tropae-*

olum aber das ganze Mesophyll damit erfüllt. — Am 2. Oktober früh 6 Uhr bei 6° C. aber zeigte sich keine merkliche Entleerung bei Tabak, sehr unvollkommene Entleerung (schwarze Wolken im Mesophyll) bei Juglans, Datura, Atropa, Phaseolus; wogegen eine vollständige Entleerung stattgefunden hatte bei Cucurbita, Tropaeolum, Helianthus, Kartoffel, Vitis Labr., Populus.

Die während der Nacht entleerten Blätter bilden während des Tages von neuem Stärke, die sich bei günstiger, aber nicht allzuhoher Temperatur (15—25° C.) mehr und mehr anhäuft, so dass man im Allgemeinen die Blätter am Vormittag noch stärkearm, am Nachmittag stärkereich, am Abend so reich daran findet, dass sie bei der Jodprobe metallisch glänzend schwarz werden. Doch ist diese regelmässige Zunahme nicht ausnahmslos: es ist mir vorgekommen, dass Blätter von Helianthus, die um 5 Uhr früh ganz stärkefrei waren, schon um 8 Uhr unter dem Einfluss kräftiger Morgensonne so viel Stärke enthielten, dass eine Vermehrung derselben kaum noch denkbar erschien.

Ein deutliches Bild der Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von Wetter und Tageszeit werden folgende Beobachtungen geben.

Am 14. Juli hatten wir Nachts Regen gehabt, Tags immerfort dicke Wolken, wiederholt Regen, überhaupt sehr trübes Wetter bei 15—20° C. Die Blätter von Helianthus, Vitis, Solanum, Nicotiana, Cucurbita waren am Abend 5 Uhr so stärkereich, dass sie bei der Jodprobe kohlschwarz wurden. Die Assimilation war also selbst bei so trübem Wetter noch sehr kräftig, und in wie hohem Grade, leuchtet erst dann ein, wenn man bedenkt, wie wir weiter unten sehen werden, dass die vorhandene Stärke nur der Rest ist, der bei beständiger Fortführung aus dem Blatte übrig bleibt.

Am folgenden Morgen 5 Uhr bei 13° C. war die Stärke aus den Blättern von Cucurbita, Solanum, Helianthus vollständig verschwunden, wogegen in denen von Vitis eine geringe, an denen von Nicotiana gar keine Abnahme zu bemerken war.

Bis zum 17. Juli war das Wetter immer kalt und trübe, am 17. selbst regnete es fast den ganzen Tag und die Temperatur der Luft war um 3 Uhr Nachmittags nur 12° C.

Trotz dieser höchst ungünstig scheinenden Witterung enthielten die Blätter von Helianthus, Solanum, Cucurbita, Tropaeolum Abends 5 Uhr wieder sehr viel Stärke.

Am 3. August früh 5 Uhr bei 10° C. und Abends 6 Uhr bei 16° C. fand ich die Blätter von Helianthus Morgens ganz frei von Stärke, am Abend sehr reich, obgleich es während des ganzen Tages trübes und windiges Wetter war.

Am 16. August, nachdem früh 5 Uhr die Temperatur nur 10° C. gewesen, sich aber bis 9 Uhr bis 20° C. erhoben hatte, zeigte ein Blatt von



*Helianthus* nur sehr wenig Stärke um 9 Uhr, obgleich es in den zwischenliegenden Morgenstunden hell und sonnig gewesen war. — Bis Nachmittag  $1\frac{1}{2}$  Uhr war das Wetter trübe mit Wind und weissen Wolken, die Temperatur sank auf  $17^{\circ}$  C., drei Blätter verschiedener Sprosse derselben kräftigen Pflanze erwiesen sich nunmehr als sehr stärkereich, es hatte also von 9— $1\frac{1}{2}$  Uhr trotz des scheinbar ungünstigen Wetters doch noch kräftige Assimilation stattgefunden.

Am 18. August, nachdem bei Sonnenaufgang nur  $8^{\circ}$  C. gewesen, fand ich um 10 Uhr Morgens bei nunmehr  $17^{\circ}$  C. Blätter von *Helianthus* in der Nähe junger Blüthenköpfe an der Oberseite stärkearm; auf der Unterseite aber bereits stärkereich.

Besonderes Interesse dürfte folgende Beobachtung in Anspruch nehmen. Am 7. Oktober Morgens um 8 Uhr bei  $1,5^{\circ}$  C. (Abends vorher  $5^{\circ}$  C.) abgeschnittene Blatthälften von *Helianthus*, Kürbis, *Vitis Labr.* enthielten sehr wenig, kaum merkliche Spuren von Stärke. Am 7. Oktober selbst war das Wetter tagsüber sehr heiter, aber kühl: von  $1,5^{\circ}$  C. bei Sonnenaufgang stieg die Temperatur bis  $9^{\circ}$  C., um Abends auf  $5^{\circ}$  C. zu sinken; dennoch fand ich in den andern Blatthälften eine, wenn auch schwache, doch sehr merkliche Zunahme<sup>1)</sup> an Stärke: die Jodprobe ergab bei *Helianthus*, gleichmässige schwärzliche Färbung, bei Kürbis am Rande keine Stärke, neben den Rippen kohlschwarze Färbung, bei *Vitis Labr.* gleichmässig kohlschwarze Färbung. — Auf den 7. Oktober folgte nun eine kalte Nacht; um 6 Uhr früh (8. Oktober) stand das Thermometer auf  $0^{\circ}$  C. und alle der freien Strahlung ausgesetzten Kürbisblätter waren erfroren. Von zwei *Helianthus*-blättern war trotzdem das eine ganz vollständig entleert, das andere beinahe; von zwei nicht erfrorenen Kürbisblättern ergab sich eines sehr stärkearm, das andere wenig entleert; ein erfrorenes Blatt erschien mit der Jodprobe schwarzfleckig, offenbar war es erst gegen Morgen dem Frost erlegen, nachdem die Auswanderung der Stärke bereits fortgeschritten war. — Bei *Vitis Labr.* war keine Verminderung der Stärke im Blatt zu bemerken, ebensowenig bei dem Tabak, dessen Blätter am Morgen dieser kalten Nacht gar keine Verminderung der Stärke zeigten und kohlschwarz erschienen.

Es wäre sicherlich äusserst schwierig, sich durch mikrochemische Be-

1) Die mit der Stärkebildung im Chlorophyll ursächlich verbundene Sauerstoffabscheidung findet nach Boussingault (*Comptes rend.* Bd. 68, p. 410) schon bei  $0,5$ — $2,4^{\circ}$  C., bei Wiesengräsern mit  $1,5$ — $3,5^{\circ}$  C. statt; Heinrich fand das Minimum der Temperatur zur Abscheidung von Gasblasen für *Hottonia palustris* bei  $2,7^{\circ}$  C. Am 10. Oktober 1883 fand ich, dass Sprosse von *Myriophyllum* und *Ceratophyllum*, in Wasser von  $3^{\circ}$  C. liegend und von der Sonne beschienen, erst dann anfangen Blasen auszustossen, als die Temperatur des Wassers langsam auf  $7^{\circ}$  C. gestiegen war. — Sprosse dieser Pflanzen, welche in Wasser von  $14^{\circ}$  C. lebhaft Gas absondern, hören sofort damit auf, wenn man sie in Wasser von  $5$ — $6^{\circ}$  C. bringt, beginnen aber sogleich wieder, wenn man sie in das Wasser von  $14^{\circ}$  C. zurückversetzt.

obachtungen oder gar auf eudiometrischem Wege eine ebenso klare Vorstellung von den hier geschilderten Assimilationsvorgängen zu erwerben, wie dies durch die Jodprobe möglich ist.

Diese Beweglichkeit, dieses rasche Auftreten und Verschwinden der Stärke findet jedoch nur in den Blättern kräftig und normal vegetirender, namentlich solcher Pflanzen statt, an denen neue Sprosse oder Blüthen und Früchte sich entwickeln, oder wo wenigstens der Holzkörper des Stammes im kräftigen Wachsthum begriffen ist. Dagegen giebt es aber auch einen Zustand, wo Pflanzen scheinbar gesund, aber nicht, oder sehr schwach wachsend sich in einem Starrezustand befinden, in einem Zustand von Unthätigkeit der Blätter, deren Stärkegehalt alsdann wochenlang keinerlei Variationen zu erkennen giebt.

Diese Thatsache lernte ich zuerst im Juli 1882 bei sehr günstigem Wetter an mehreren Tabakpflanzen kennen, welche in kleinen Blumentöpfen eingewurzelt im Freien, später am Fenster standen und, obgleich zwerghaft, doch bereits blühreif waren. Ich hatte an einigen ihrer Blätter Stanniolbänder befestigt, um das Verschwinden der Stärke an diesen Stellen in der Vorlesung zu demonstriren. Aber selbst nach 5—6 Tagen trat der gewünschte Erfolg nicht ein, während bei anderen kräftig wachsenden Pflanzen die Stärke unter dem Bleiband sehr bald verschwand. Ich vermuthete die Ursache des Misserfolges in dem Umstand, dass bei der äusserst beschränkten Wurzelthätigkeit dieser Pflanzen die Wachsthumsvorgänge an den Sprossen sistirt und dementsprechend auch der Verbrauch und die Fortführung der Stärke aus den Blättern aufgehoben war.

Meine Erfahrungen im letzten Sommer lassen nun keinen Zweifel über die Richtigkeit dieser Annahme: während ich bei den im freien Land eingewurzelten und kräftig fortwachsenden Tabakpflanzen in den warmen Tagen des Juni und Juli den täglichen Wechsel im Stärkegehalt der Blätter vielfach beobachtete, hatte ich gleichzeitig mehrere Pflanzen derselben Art in ziemlich grossen Blumentöpfen an den Fenstern stehen; sie waren anscheinend recht kräftig, fingen an zu blühen, besaßen 8—10 Blätter von 300—400 qm Fläche, ohne jedoch ihre Achselsprosse zu entwickeln. Unter den an verschiedenen Blättern befestigten Stanniolbändern war aber selbst nach 8 Tagen noch keine Abnahme der Stärke zu bemerken, obgleich derselbe Versuch bei kräftigen Pflanzen im Freien in wenigen Stunden die Auflösung der Stärke ergab. — Eine der genannten Pflanzen wurde in einen finstern Raum gestellt, wo sie bei 16—22° C. acht Tage lange verweilte, ohne dass Wachsthum irgend welcher Theile zu bemerken war. Dementsprechend fand ich auch nach achttägiger Verdunkelung die Blätter noch so reich an Stärke, wie vor dem Versuch.

Aber keineswegs alle in Töpfen stehenden Pflanzen sind in dieser Weise unthätig: es kommt nur darauf an, ob wachsende Organe vorhanden

sind, welche die assimilirte Stärke verbrauchen, den Abfluss derselben aus den Blättern möglich machen. So hatte ich im letzten Sommer eine Anzahl Helianthuspflanzen in Töpfen, welche in die Erde im Garten eingegraben waren; diese Pflanzen blieben zwar im Vergleich zu den im freien Land eingewurzelten sehr klein, aber ihre Achselsprosse und besonders ihre Blüthenköpfe entwickelten sich recht kräftig, und dementsprechend entleerten sich auch die kleinen Blätter während der Nacht, um sich während des Tages von neuem mit Stärke anzufüllen.

### § 3. Entleerung abgeschnittener Blätter bei Nacht.

Dass die am Tage durch Assimilation erzeugte Stärke im Chlorophyll der Blätter während der Nacht nicht nur aufgelöst, sondern dass das Lösungsprodukt auch aus den Blättern fortgeführt, in den Stamm hineingeleitet wird, ergibt sich mit Bestimmtheit aus den Gewichtsveränderungen der Blätter, die ich später beschreiben werde, aber auch aus Wahrnehmungen, die sich mit Hilfe der Jodprobe ohne Gewichtsbestimmung gewinnen lassen, und von diesen will ich hier einige anführen. Offenbar sind es die dünnen, im Mesophyll selbst ein Netzwerk bildenden Nerven, welche das Lösungsprodukt der Stärke aus dem Chlorophyll der Mesophyllzellen zunächst aufnehmen; durch sie wird es den vorspringenden dickeren Rippen, aus diesen der Mittelrippe, und dann dem Blattstiel zugeführt, um endlich in den Stamm überzutreten und dann weiter verbraucht zu werden.

In welcher Form das Lösungsprodukt innerhalb des Nervengewebes vorhanden ist und wandert, soll noch näher in Betracht gezogen werden; einstweilen wollte ich nur hervorheben, dass sowohl die dünnsten, wie auch die dicksten Nerven und Rippen während der Zeit der Entleerung der Blätter im Sommer bei der Jodprobe sich als farblos und durchscheinend zu erkennen geben, also jedenfalls keine oder sehr geringe Quantitäten von Stärke enthalten, die ihrerseits auch nur transitorischer Natur in dem schon früher von mir festgestellten Sinne sein könnte. Indessen giebt es auch Ausnahmen; die Nerven, besonders die stärkeren und vorspringenden der Blätter von *Tropaeolum*, werden bei der Jodprobe jederzeit tief schwarz, auch dann, wenn das Mesophyll selbst gar keine Stärke enthält, und zu solchen Zeiten, wo offenbar Auswanderung des Assimilationsproduktes aus den Blättern stattfindet. Etwas ähnliches fand ich bei *Helianthus* im Sommer nur in einigen Fällen, wo an abgeschnittenen Blättern das Mesophyll sich entleerte, ein Uebertritt des Lösungsproduktes durch den Stiel in den Stamm aber unmöglich war; in diesem Falle wurde das Lösungsprodukt, da es nicht rasch genug fortgeführt werden konnte, in den Nerven transitorisch wieder in Stärke zurückverwandelt. Im normalen Verlauf der Vegetation im Sommer habe ich jedoch bei der täglich beobachteten Sonnenrose sowie bei anderen Pflanzen diese Erscheinung nicht wahrgenommen. Anders ge-



stalten sich dagegen die Verhältnisse am Schluss der Vegetationszeit. Bei der schon oben erwähnten Untersuchung verschiedener Blätter am Abend des 1. und dem Morgen des 2. Oktobers färbten sich die Nerven und Rippen der Blätter bei der Jodprobe dunkel, selbst schwarz (so bei *Atropa*, *Kartoffel*, *Datura*, *Tabak*, *Phaseolus*, *Vitis*, *Juglans*, *Populus*, *Helianthus*)<sup>1)</sup>.

Von 3 *Helianthus*blättern wurde am 8. August 6 Uhr Abends bei 20° C. je eine Längshälfte abgeschnitten und bei der Jodprobe so stärkereich befunden, dass metallisch glänzende Schwärzung eintrat. Von den restirenden Hälften, die also die Mittelrippe und den Stiel besaßen, wurde

- a) eine an der Pflanze gelassen;
- b) eine abgeschnitten, mit dem Stiel in Wasser gestellt und im Garten gelassen;
- e) eine abgeschnitten, in Wasser gestellt und im Zimmer gelassen.

Um 5 Uhr früh am 9. August, also nach 11 Stunden, ergab sich:

- a) die Stärke vollständig verschwunden;
- b) noch stärkereich, aber doch viel weniger als am Abend;
- c) noch stärkereich, besonders an der Blattspitze, die Basis der Lamina beinahe entleert.

Die Blatthälften b und c zeigen also, dass die Stärke nicht in normaler Weise auswandert, wenn das Blatt vom Stamm getrennt ist; dennoch wird ein beträchtliches Quantum aufgelöst; dass das Lösungsprodukt in die grösseren Nerven und in den Blattstiel übergeht, ist schlagend durch folgenden Versuch bewiesen.

Am 10. August wurden um 5 Uhr Abends bei günstigem Wetter Blätter von *Helianthus* und *Beta* abgeschnitten und von jedem derselben verschiedene Stücke durch die Jodprobe als sehr stärkereich erkannt. Die abgeschnittenen Blätter wurden nun folgendermassen behandelt.

- a) je ein Blatt mit dem Stiel in Wasser gestellt (im Zimmer);
- b) von je einem Blatt wurden Stücke der Lamina so ausgeschnitten, dass keine hervorspringenden Nerven dabei waren, und diese Stücke in einem grossen Glaseylinder von 8 Liter Raum, dessen Boden mit Wasser bedeckt war, aufgehängt.

Zunächst wurde nun am folgenden Morgen um 5 Uhr (bei 10° C.) konstatiert, dass im Garten aus den an der Pflanze gelassenen Blättern die Stärke vollständig verschwunden war. — Ganz anders verhielten sich die Stücke a und b im Zimmer bei 16° C.

- a) Die Blätter mit Stiel im Wasser lassen eine deutliche Verminderung, aber keineswegs völlige Auflösung der Stärke im Mesophyll erkennen, besonders zu erwähnen ist dabei die Thatsache, dass die Nerven nun-

---

1) Mit dieser Beobachtung stimmen meine Angaben über die herbstliche Entleerung der Blätter in *Flora* 1863, p. 214 ff.

mehr stärkereich sind; das aus dem Mesophyll entleerte Lösungsprodukt der Stärke ist in den Nerven, da es nicht abfliessen konnte, wieder in Stärke verwandelt worden.

- b) Die von vorspringenden Nerven befreiten Mesophyllstücke, welche die Nacht in feuchter Luft zugebraecht hatten, zeigten eine höchst unbedeutende Verminderung ihres Stärkegehaltes: die von Beta werden bei der Jodprobe beiderseits schwarz, doch nicht ganz so tief, wie am vorigen Abend; bei Helianthus wird die Oberseite ledergelb, die Unterseite schwarz.

Dieser einfache Versuch ergibt also das wichtige Resultat, dass bei abgeschnittenen Blättern das Lösungsprodukt der Stärke aus dem Mesophyll in die dicken Nerven und in den Stiel wandert und in diesem, wenigstens zum Theil, wieder in Stärke zurückverwandelt wird.

Es ist noch zu bemerken, dass a und b zu diesem Zwecke 15 Stunden Zeit hatten, und zwar bei 16° C., während bei den Blättern an der Pflanze im Garten 12 Stunden bei einer auf 10° C. sinkenden Temperatur schon hinreichten, um die Stärke vollständig verschwinden zu lassen, d. h. in den Stamm überzuführen. Dass aber ein Theil der Stärke auch aus dem von den vorspringenden Nerven isolirten Mesophyll verschwand, erklärt sich aus zwei Ursachen: 1. weil auch diese Stücke noch dünne Nerven enthielten, und 2. weil ein, wenn auch nur kleiner Theil der Stärke durch Athmung verloren geht.

#### § 4. Auflösung der Stärke im Chlorophyll bei Sonnenlicht.

Dass die unter Zersetzung von Kohlensäure assimilirte Stärke aus dem Chlorophyll der Blätter wieder verschwindet, wenn dieselben zwar dem Licht ausgesetzt sind, aber in einer kohlensäurefreien Luft nicht weiter assimiliren können, wurde schon von Moll (Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg II. p. 110) vor mehreren Jahren konstatiert.

Aus Gründen, die weiterhin einleuchten werden, kam es mir darauf an, mich nochmals davon zu überzeugen, dass auch bei intensivem Sonnenlicht die Stärke im Chlorophyll aufgelöst und fortgeführt wird.

Am 14. August schnitt ich um 11 Uhr 30 Minuten von einem Helianthus 2 Blätter ab; im Zimmer wurde je die eine Längshälfte neben der Mittelrippe abgetrennt, und an dieser konstatiert, dass beide Blätter mit Stärke so beladen waren, dass die Jodprobe metallisch glänzende Schwärzung ergab; diese grosse Masse von Stärke war in den 6 Stunden von Morgens 5—11 Uhr gebildet worden. Die mit den Stielen versehenen Blatthälften wurden in je 1 Wassergefäss gestellt, dieses auf einen Teller, der mit starker Kalilauge gefüllt war, um die Luft in der darüber gestellten Glasglocke frei von Kohlensäure zu machen. Nur eine Stunde lang blieben

die Apparate der Mittagssonne ausgesetzt, und die Jodprobe ergab dann, dass in dieser kurzen Zeit die Stärke aus der Oberseite der Blätter gänzlich, aus der Unterseite beinahe, aber nicht ganz verschwunden war.

Dieses überraschende Resultat war aber offenbar der sehr hohen Temperatur im Raum der Glasgloeke zuzuschreiben; es war in einer Stunde bei hoher Temperatur fast all die Stärke aufgelöst, die vorher in 6 Stunden bei einer geringen Temperatur gebildet worden war. Würde auch bei gewöhnlicher Sommertemperatur die Stärke ebenso rasch aufgelöst, so könnte man niemals Stärke in den Blättern nachweisen; dass letzteres aber möglich ist, kommt offenbar nur daher, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen im Freien die Bildung der Stärke rascher als ihre Auflösung fortsehreitet. Genauere Einsicht in den Vorgang gewährt folgender Versuch.

Am 18. August war der Morgen um  $1\frac{1}{2}$  6 Uhr sehr kühl, nur  $8^{\circ}$  C.; doch stieg die Temperatur bis 10 Uhr auf  $15^{\circ}$  C. bei hellem Sonnenschein. Neben einer kräftigen Sonnenrose im Garten wurde ein grosser Glaskäfig von ca. 180 Liter Inhalt aufgestellt, dessen unterer Rand auf einem Untersatz von Zink ruhte und hier mit Wasser abgesperrt war. Auf einem Stativ innerhalb des Käfigs war ein Teller mit starker Kalilauge so aufgestellt, dass er ungefähr in der Mitte der Höhe sich befand; daneben war auch ein Thermometer im Käfig aufgehängt. Ein kräftiger, etwa 1 m langer reich belaubter Seitenspross der Pflanze wurde nun mit seinem Gipfel, der einen jungen Blütenkopf trug, durch das 5 cm weite Loch oben am Käfig in diesen so hineingesteckt, dass 4 Blätter mit eingeführt wurden. Mittelst eines halbirten, durchbohrten Korkes wurde der in den Käfig hineingebogene Sprossgipfel in der Oeffnung befestigt.

Von jedem der 4 Blätter war vorher die eine Längshälfte abgeschnitten worden, um zu konstatiren, dass bei Anfang des Versuches um 10 Uhr 15 Min. sehr viel Stärke vorhanden war, wenn auch nicht gerade das Maximum.

Während der nun folgenden Versuchszeit schien die Sonne, der Himmel war zum Theil blau, theils mit leuchtend weissen Wolken bedeckt. Die Temperatur stieg im Käfig um 12 Uhr Mittags auf  $23^{\circ}$  C., nachher aber bis 3 Uhr sogar bis  $37^{\circ}$  C.

Um 11 Uhr 30 Min., also  $1\frac{1}{4}$  Stunde nach Anfang des Versuchs, wurde das älteste der vier in den Käfig eingeführten Blätter abgeschnitten, was mit Hilfe einer an der Seite des Käfigs angebrachten Glasthür leicht und rasch zu bewerkstelligen war. Die Jodprobe ergab jetzt noch keine merkliche Abnahme des Stärkegehalts.

Um  $12\frac{3}{4}$  Uhr (also nach  $2\frac{1}{4}$  Stunden) fand ich dagegen an dem nächst jüngeren Blatt die Stärke schon sehr vermindert.

Um  $3\frac{1}{4}$  Uhr (also nach 5 Stunden) wurden die beiden jüngsten, aber auch schon ausgewachsenen Blätter im Käfig untersucht und die Jodprobe



ergab, dass das eine völlig stärkefrei, das andere nur an der Spitze noch ein wenig stärkehaltig war.

Es hatte also bei einer von  $23^{\circ}$  C. bis auf  $37^{\circ}$  C. steigenden Temperatur 5 Stunden gedauert, bis diejenige Stärke aufgelöst und fortgeführt war, die sich vorher in etwa  $5\frac{1}{2}$  Stunden (von Sonnenaufgang bis  $10\frac{1}{4}$  Uhr) bei  $8$ — $15^{\circ}$  C. gebildet hatte. Es ist daraus zu schliessen, dass bei geringerer Temperatur, etwa bei  $15$ — $20^{\circ}$  C., die Auflösung der Stärke langsamer fortgeschritten wäre, und dass man dann nach 5 Stunden noch einen Rest der assimilirten Stärke vorgefunden hätte.

Die durch die beschriebenen Versuche begründete Annahme, dass gleichzeitig mit der Assimilation auch eine beständige Auflösung von Stärke und Fortführung derselben aus dem Blatt vor sich geht, und dass dies um so energischer geschieht, je höher die Temperatur ist, wird auch durch das Verhalten der Pflanzen in freier Luft bei sehr hoher Sommertemperatur bestätigt.

So beobachtete ich wiederholt, dass an sehr heissen Nachmittagen bei  $30$ — $35^{\circ}$  C. die Blätter von *Helianthus* weniger Stärke enthielten, als Vormittags, oder selbst Morgens um 8 Uhr; wogegen bei gewöhnlicher Sommerwärme von  $20$ — $25^{\circ}$  C. das Stärkequantum in den Blättern vom Morgen bis Abend stetig zunimmt.

Am 2. Juli fand ich Nachmittags 4 Uhr bei  $33^{\circ}$  C. die Blätter von *Tropaeolum* (mit Ausnahme der Nerven) ganz frei von Stärke, während ich sie am selben Platze am 9. Juli 6 Uhr Abends bei  $27^{\circ}$  C. im Schatten ganz mit Stärke erfüllt antraf.

Bei der hohen Temperatur des 2. Juli Nachmittags 4 Uhr bei  $33^{\circ}$  C. fand ich auch die Blätter von *Nicotiana* beinahe stärkefrei, während dieselben sonst bei  $15$ — $25^{\circ}$  C. um diese Tageszeit reichlich mit Amylum versehen sind. Auch am 3. Juli bei noch grösserer Hitze um 5 Uhr war die Stärke aus den Tabakblättern verschwunden; als ich am 5. Juli, nachdem die Temperatur herabgegangen und Gewitter mit Regen eingetreten war, die anderen Hälften derselben Blätter untersuchte, fand ich reichlich Stärke in ihnen.

§ 5. Was wird aus der Stärke, wenn sie aus dem Chlorophyll der Blätter verschwindet, und wie findet die Auflösung statt?

Ein verhältnissmässig nur kleiner Theil der assimilirten Stärke wird durch Athmung im gewöhnlichen Lauf der Dinge wirklich und vollständig zerstört, ihr Kohlenstoff in Form von Kohlensäure ausgeathmet; der Gewichtsverlust beträgt pro 100 g Trockensubstanz, d. h. für ca. 2 qm Blattfläche nach Weber (l. c. p. 349) bei *Helianthus*, *Tropaeolum*, *Ricinus*, *Phaseolus* binnen 24 Stunden 3—4 g und ungefähr ebensoviel bedeutet es, wenn Müller-Thurgau für 100 Weinblätter in 24 Stunden einen Athmungs-

verlust von 3—4 g angiebt; diese Zahlen gelten für gewöhnliche Sommer-temperatur; mit zunehmender Höhe der Temperatur wird bekanntlich die Athmung energischer und bei 0° sinkt sie auf ein äusserst Geringes herab. Wir werden aber weiterhin sehen, dass im Laufe von 15 Tagesstunden mehr als 20 g Stärke pro 1 qm durch Assimilation erzeugt und während 24 Stunden in den Stamm übergeführt werden.

Der bei der Athmung nicht zerstörte beträchtliche Rest von assimilirter Stärke, aus welchem eben der ganze Pflanzenkörper sich aufbaut, wandert aus den assimilirenden Zellen der Blätter aus, nachdem er sich in ein Lösungsprodukt umgewandelt hat, welches im Stande ist, durch das Gewebe der Nerven und Blattstiele sich fortzubewegen. Die Frage ist nun, welche chemische Beschaffenheit dieses Lösungsprodukt besitzt. Nach allem, was wir auf diesem Gebiet bereits wissen, kann es kaum zweifelhaft sein, dass aus der assimilirten Stärke der Chlorophyllkörner meist Zucker entsteht, der in den Stamm wandert und gelegentlich wieder in Stärke transitorisch oder dauernd verwandelt wird, oder im Stoffwechsel der Pflanze ganz andere chemische Formen annimmt.

In manchen Fällen, wie ich schon vor 22 Jahren auf mikrochemischem Wege nachgewiesen habe, ist es leicht, sich von der Richtigkeit des eben gesagten zu überzeugen, und bsonderen Werth lege ich in dieser Beziehung auf folgende Angabe von Müller-Thurgau<sup>1)</sup>: „dass die Stärke, bevor sie weggeführt oder verathmet wird, sich in Zucker verwandelt, ergiebt sich aus folgenden Versuchen. Riesslingblätter, welche ca. 2 0/0 Zucker und 2 0/0 Stärke enthielten, wurden abgeschnitten, mit dem Stiel in Wasser gesetzt und in einem Raum mit einer Temperatur von 0° gebracht. Nach 9 Tagen war die Stärke bis auf Spuren verschwunden. Da jedoch bei 0° die Athmung eine sehr geringe ist, so konnte der daraus entstandene Zucker nicht verbraucht werden, und musste sich also grösstentheils noch in den Blättern vorfinden, die in der That auch am Ende des Versuchs einen Zuckergehalt von fast 4 0/0 zeigten.

Aber so gut geht es nicht immer und zuweilen ist man in Verlegenheit zu sagen, was aus der grossen Masse verschwundener Stärke wird. Denen, die sich mit der Sache näher befassen wollen, öffnet sich hier ein fruchtbares Feld der Beobachtung, wie man aus folgenden Wahrnehmungen schliessen kann.

Am 14. Juli Abends 5 Uhr, nachdem das Wetter den Tag über trüb, selbst regnerisch bei 16—22° C. gewesen war, wurden Blätter von *Vitis Labrusca* im Freien abgeschnitten und sofort 1/2 Stunde lang gekocht; es war unmöglich, in dem vorläufig gereinigten Dekokt mit der Fehling'schen und Trommer'schen Probe auch nur eine Spur von Zucker nachzuweisen;

1) In dem Bericht des Weinbaukongresses zu Dürkheim 1882.

wurde derselben Flüssigkeit jedoch etwa 1 pro Mille Traubenzucker zugesetzt, so trat die bekannte Reaktion sofort ein, zum Beweis, dass das Dekokt der Blätter, welches stark eingeengt war, keine nachweisbaren Spuren von Zucker enthielt.

Am 23. Juli dagegen Abends 4 Uhr (18—20° C.) gaben 3 andere Blätter von derselben *Vitis* eine sehr reichliche Zuckerreaktion.

Besondere Beachtung verdient die Thatsache, dass es weder am 14. noch 23. Juli möglich war, eine deutliche Zuckerreaktion in dem auf etwa 40 ccm eingeengten Dekokt von 50 Kartoffelblättchen nachzuweisen. Zu dieser Zeit befanden sich die Pflanzen im lebhaftesten Wachsthum, und möglicherweise wurde der durch Lösung der Stärke entstandene Zucker so rasch aus dem Mesophyll entfernt, dass für die Nachweisung im Dekokt nichts übrig blieb. Am 16. September dagegen, als dieselben Pflanzen zu wachsen aufgehört hatten, wenigstens keine neuen Blätter mehr bildeten, fand ich früh um 8 Uhr in den Blattflächen selbst, wenn auch nicht viel, so doch deutlich Zucker, in den Blattstielen und Stengeltheilen sogar recht beträchtliche Quantitäten.

Das Dekokt von drei grossen *Helianthus*blättern, auf ca. 100 ccm eingeengt, gab am 23. Juli nur sehr schwache Zuckerreaktion, ebenso das von 2 Kürbisblättern. Auch der Müller'sche Versuch mit den eben genannten Pflanzen ergibt nicht immer eine Anhäufung von Zucker, obgleich die Jodprobe das Verschwinden der Stärke anzeigt.

Am 1. August waren früh 5 Uhr einige Kürbisblätter abgeschnitten und mit den Stielen in Wasser gesetzt worden, sie enthielten um diese Zeit noch ziemlich viel Stärke und blieben 40 Stunden lang im Dunkeln stehen. Das Dekokt der Blattflächen ohne die dicken Nerven zeigte aber kaum Spuren von Zucker.

Drei Blätter von *Helianthus*, am 4. August Abends in sehr stärkereichem Zustand abgeschnitten, und dann zwölf Stunden lang über Nacht im Wasser gestanden, ergaben in dem stark konzentrirten Dekokt nur Spuren von Zucker, während ein Zusatz von 1—2 pr. Mille Traubenzucker zu dem Dekokt sofort reagirte.

Am 12. August schnitt ich Blätter von *Rheum officinale* Abends 5 Uhr in sehr stärkereichem Zustand ab, und stellte sie über Nacht 15 Stunden lang in einen dunklen Raum. Dann wurde das Mesophyll von den dickeren Blattrippen abgeschnitten und beides gesondert auf Zucker untersucht: das Mesophyll sowohl wie die Rippen enthielten sehr deutlich, wenn auch nur geringe Quantitäten von Zucker, und ebenso verhielten sich Blätter von *Rheum*, welche am 19. August früh 6 Uhr abgeschnitten und sofort untersucht wurden.

Jedenfalls zeigt sich also, dass für gewöhnlich, zumal bei so rüstig vegetirenden Pflanzen, wie Kartoffel, Kürbis und Sonnenrose, keine oder nur



sehr kleine Quantitäten von Zucker in den Blättern nachweisbar sind zu Zeiten, wo die Stärke nachweisbar verschwindet, was besonders dann auffällt, wenn bei abgeschnittenen Blättern das Lösungsprodukt nicht entweichen kann. Es ist nicht daran zu denken, dass die Athmung allein den Stärkeverlust decken könnte; auch würde sich dies, was ich leider aus Mangel an Zeit nicht thun konnte, mit Hilfe der weiter unten zu beschreibenden Gewichtsbestimmung mit Sicherheit konstatiren lassen.

Wir wissen nicht, ob die Auflösung der Stärke im Chlorophyll durch eine dem Chlorophyllkorn selbst innewohnende Kraft bewirkt wird, oder ob ein besonderes diastatisches Ferment die Stärke in Zucker verwandelt; jedenfalls lässt sich aber experimentell zeigen, dass die im Chlorophyllkorn eingeschlossene Stärke durch Diastase saecharifizirt und extrahirt werden kann.

Am Abend im Juli abgeschnittene Blätter von *Tropaeolum*, *Solanum*, *Cucurbita*, *Helianthus* wurden an den abgeschnittenen Stücken zunächst als sehr stärkereich erkannt, und dann mit kochendem Wasser und Alkohol extrahirt, der Alkohol mit Wasser ausgelaugt. Darauf wurden die Blätter 16—24 Stunden lang in eine frisch aus Malz bereitete Diastaselösung gelegt und mehrere Stunden lang darin auf 40—50° C. erwärmt. Als diese Blätter ausgewaschen und dann in Jodlösung gelegt wurden, trat keine Stärkereaktion mehr ein, aber sonderbarerweise wurden auch hier wieder die Nerven von *Tropaeolum* schwarz.

Indessen, wie gesagt, bedürfen alle diese Wahrnehmungen weiterer Untersuchung, und ich habe sie hier nur als gelegentliche Erfahrungen mit angeführt.

#### § 6. Gewichtsbestimmung der assimilirten und der ausgewanderten Stärke.

Als ich im Juni wahrnahm, wie ein Blatt am Abend mit Stärke so beladen sein kann, dass es bei der Jodprobe tief schwarz und metallisch glänzend erscheint, während es bei Sonnenaufgang keine Spur davon besitzt, durfte ich mir sagen, dass bei so beträchtlichem Unterschiede auch Gewichts-differenzen von beträchtlicher Höhe sich ergeben würden, und dass es sich dabei nicht bloss um Zahlen von zweifelhaftem Werthe handeln könne.

Erwägungen allgemein physiologischer Natur, die in dem Satze gipfeln, dass es bei den chlorophyllhaltigen Blättern vor allem auf die Flächenausbreitung, nicht aber auf ihr Gewicht ankommt, worauf ich schon bei den Weber'schen Untersuchungen Werth gelegt hatte, stellte ich die Frage nicht dahin: wie viel von dem Trockengewicht der Blätter sich als Stärke zu erkennen giebt, sondern die Frage lautete: wie viel Stärke kann in einem Quadratmeter Blattfläche einer Pflanzenart unter bestimmten Bedingungen in einer Zeiteinheit erzeugt, oder aufgelöst und fortgeschafft werden?

Es kam also zunächst darauf an, mit genau bekannten Blattflächen zu arbeiten. Die bei mir von Weber ausgeführten Untersuchungen hatten aber gezeigt, wie zeitraubend und mühsam es ist, die Flächenräume ganzer Blätter zu messen, was durch den unregelmässigen Umriss derselben verursacht wird.

Ich schlug daher ein ganz anderes Verfahren ein, welches sich ebenso sehr durch seine Genauigkeit, wie durch seine Einfachheit und den geringen Zeitverlust empfiehlt. Es handelt sich eben nur darum: Stücke der Blattflächen von beliebiger, aber bekannter Grösse herauszuschneiden, und ihr Trockengewicht zu bestimmen.

Zu diesem Behuf schnitt ich mir aus Holzbrettchen von 3 mm Dicke zwei Stücke so heraus, dass das eine genau 10 cm lang und 10 cm breit war, also 100 qcm Fläche hatte; das andere war 10 cm lang und nur 5 cm breit, hatte also 50 qcm Fläche.

Die zu untersuchende Längshälfte eines Blattes wird nun auf einem Zeichenbrett flach ausgebreitet, die Unterseite nach oben gekehrt, um die vorspringenden Nerven besser zu sehen. Sodann lege ich eines der Brettchen so auf die Lamina, dass die stärkeren vorspringenden Rippen möglichst ausgeschlossen sind, was deshalb wünschenswerth ist, weil die Rippen in diesem Falle nur als träge Masse gelten können; denn es handelt sich um die Gewichtsveränderung des Mesophylls, in welchem freilich noch immer viele kleinere Nerven verlaufen.

Je nach der Entfernung der grossen Blattrippen unter sich, und je nach der Grösse des Blattes selbst konnte bald das grössere bald das kleinere Brettchen als Schablone benutzt werden. Auch wurde darauf geachtet, dass bei der vergleichenden Untersuchung der beiden Hälften eines Blattes die Schablonen in symmetrischer Lage aufgelegt wurden, was übrigens durch den Verlauf der grösseren Nerven in den beiden Blatthälften sich beinahe von selbst ergibt. Es wurden also von den beiden Blatthälften jedesmal symmetrisch gleiche Stücke untersucht.

Nachdem nun die betreffende Blatthälfte auf dem untergelegten Brett sorgfältig flach gestrichen ist, drückt man das Schablonenbrettchen mit der linken Hand fest auf die Lamina und fährt mit einem sehr scharfen Skalpell mit dünner Klinge an den vier Seiten desselben hin wie an einem Lineal, so dass ein dem Brettchen gleich grosses Stück der Lamina herausgeschnitten wird, wobei man besonders auf die Ecken Acht geben muss.

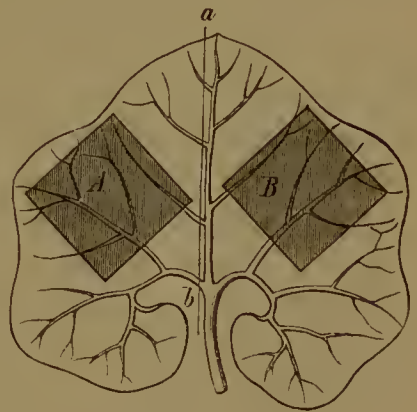


Fig. 17.

Ein Kürbisblatt; die beiden Quadrate bedeuten die symmetrisch herausgeschnittenen Stücke, vergl. den Text; aus „Vorlesungen“. Zusatz 1892.

Bei den grossen Blättern der Sonnenrose, des Kürbis, des Rhabarbers kann man auf diese Art 200—300 qm aus der halben Lamina ausschneiden.

Der Fehler beträgt bei sorgfältigem Schneiden nur wenige Quadratmillimeter, also nur einige Zehntausentel des ganzen ausgeschnittenen Stückes, was bei der Natur der Untersuchung gar nicht in Betracht kommt.

Die so herausgeschnittenen Stücke der Lamina werden nun zur Untersuchung der im Blatt stattfindenden Gewichtsveränderung benutzt. Aber auch die wegfallenden, meist sehr umfangreichen Stücke des Blattes finden zweckmässige Verwendung; sie werden sofort in kochendes Wasser gelegt und der Jodprobe unterworfen. Man hat auf diese Art ein Mittel, die zu erwartenden Ergebnisse der Wägung vorauszusehen, indem man findet, ob diese grosse oder kleine Differenzen ergeben wird. Die Erfahrung zeigt, dass die Resultate der Gewichtsbestimmung mit denen der Jodprobe immer parallel gehen, wodurch auch die Brauchbarkeit der letzteren im Sinne der vorausgehenden Paragraphen bewiesen wird.

Die herausgeschnittenen, viereckigen Blattflächenstücke werden nun, um einen Gewichtsverlust durch Athmung bei langsamer Trocknung zu vermeiden, rasch getödtet. Ich lege dieselben zu diesem Zweck auf ein Sieb von weitmaschigem Stramin, der auf einen Metallrahmen gespannt ist. Dieses Sieb wird über eine grosse, mit heftig kochendem Wasser gefüllte Schale gestellt, so dass der heisse Dampf die Blattstücke auf dem Sieb 4—5 Minuten lang trifft. Sie werden sofort schlaff, sehen aus wie gekocht; ein Gewichtsverlust, der bei etwaigem Eintauchen in kochendes Wasser stattfinden könnte, wird aber auf diese Art vermieden.

Die getödteten Blattstücke bleiben auf dem Straminsieb liegen, welches nun an einem, womöglich sonnigen, offenen Fenster aufgehängt wird, indem man zugleich durch Oeffnung anderer Fenster für kräftige Zugluft sorgt. So trocknen die Blattstücke sehr rasch; in 4—6 Stunden am Tage, Nachts freilich erst in 10—15 Stunden, sind sie in dem Grade lufttrocken, dass man sie leicht zu feinstem Pulver zerreiben kann. Dieses fülle ich in eine Schachtel von sehr dünnem Messingblech, die nun in den Trockenofen gestellt wird. Vor jeder Wägung wird der ganz dicht anschliessende Blechdeckel aufgesetzt; man lässt bis zur Zimmertemperatur abkühlen und macht dann die Wägung in gewohnter Weise.

Dieses Verfahren bezweckt, die Aufnahme hygroskopischen Wassers während der Wägung zu vermeiden; bei einiger Uebung kann man jedoch die lufttrocken gewordenen Stücke, die sich dabei ausserordentlich kontrahirt haben, auch als solche im Apparat bei 100° trocknen und pure auf die Wagschale legen, was den Vorthail hat, dass bei sorgfältiger Aufmerksamkeit auch nicht der geringste Substanzverlust stattfindet.

Die Resultate der Wägung werden jedesmal auf 1 qm Blattfläche berechnet; es ist daher erwünscht, nicht allzu kleine Bruchstücke derselben zur



Wägung zu wählen. Ich habe 400—500, je nach Umständen auch 600 bis 1400 qcm zur Wägung benutzt, so dass die kleinen Wägungsfehler bei der Berechnung auf 1 qm keine grosse Steigerung durch Multiplikation erfahren.

Wichtig ist es dagegen, die Zeitpunkte der Untersuchung genau festzustellen und letztere ohne Zeitverlust an den Blättern vorzunehmen.

Diese Methode, das Flächengewicht der Blätter zu verschiedenen Zeiten zu beobachten, gewährt den Vortheil, dass sie ausschliesslich auf das Trockengewicht einer gegebenen Blattfläche Rücksicht zu nehmen braucht, wobei das wechselnde Frischgewicht derselben ganz gleichgültig bleibt; nur muss man Rücksicht darauf nehmen, dass nicht etwa straffe, turgescente Blattstücke in dem einen Fall, und schlaffe, welche im andern verglichen werden, weil bei den welken die Blattfläche sich kontrahirt, also kleiner und relativ reicher an Trockengewicht werden muss.

Die Anwendung meines Verfahrens verlangt grosse Blätter; es hätte keinen Sinn, aus kleinen Blättern von 10—20 qcm einzelne Stücke herauszuschneiden, weil dann die wesentlichsten Vortheile des Verfahrens verloren gehen.

Dementsprechend musste ich mich auch auf die Untersuchung einiger Pflanzenarten beschränken, welche, wie die Sonnenrose, der Kürbis, der Rhabarber, durch grosse Blattflächen sich auszeichnen, und zugleich boten dieselben den Vortheil dar, dass bei ihnen die Assimilation offenbar sehr ausgiebig ist; im Laufe von 100 Tagen können Sonnenrosen bis 1500 g, Kürbispflanzen noch weit mehr Trockengewicht ansammeln, woraus zu schliessen ist, dass durchschnittlich an einem Tage 15–20 g Stärke gebildet werden müssen, an langen, günstigen Sommertagen aber noch mehr.

Mir kam es aber eben nicht darauf an, eine mittlere Durchschnittszahl für die Assimilationsgrösse, wie es bei den Weber'schen Untersuchungen der Fall war, zu gewinnen, sondern vielmehr darauf, zu erfahren, was an einem einzelnen, besonders günstigen Sommertag geleistet werden kann. Für die Theorie haben immer die Maximalleistungen der Pflanze einen ganz besonderen Werth, an ihnen lässt sich am besten die Richtigkeit einer Theorie prüfen: so ist es bei der Transpiration und der Geschwindigkeit der Wasserströmung in den Holzzellwänden, und so auch hier. Wie in der Industrie können auch sehr geringe physiologische Leistungen auf sehr verschiedenem Wege, bedeutende und ausgiebige aber nur auf einem ganz bestimmten zu Stande kommen; und eben diesen hat die Theorie festzustellen.

Nach der ausführlichen Beschreibung der Beobachtungsmethode darf ich nun die einzelnen Versuche in übersichtlicher Kürze darstellen. Dass die Zahl derselben keine grössere ist, wurde vorwiegend durch Mangel an Zeit, aber auch dadurch veranlasst, dass die Untersuchung eine sehr grosse Zahl der besten Blätter erfordert hatte, so dass gegen Ende August der Vorrath erschöpft war.

Gerade für die Gewichtsbestimmungen dürfen nur ganz fehlerfreie, gesunde Blätter benutzt werden, auch darf man nicht etwa Blätter von Hauptsprossen mit denen der Nebensprosse vergleichen. Eine besondere Schwierigkeit entsteht aus dem häufigen Vorkommen von Löchern und kleinen trockenen Flecken auch an sonst ganz gesunden Blättern, wodurch diese für meine Methode vielfach unbrauchbar werden.

## A. Auswanderung der Stärke bei Nacht.

### I. *Helianthus annuus*.

22. Juli Abends 7 Uhr Blatthälften abgeschnitten; Tagsüber weisse Wolken, gelegentlich Sonnenschein, 15—28° C.

23. Juli früh 5 Uhr (10 Stunden Nacht, 10° C.).

Die Jodprobe ergibt, dass die Blätter am Abend sehr stärkereich, am Morgen fast stärkefrei sind. Sowohl am Abend, wie am Morgen wurden je 500 qcm ausgeschnitten:

500 qcm wiegen trocken:

am Abend . . .	4,022 g
am Morgen . . .	3,540 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

am Abend . . .	80,44 g
am Morgen . . .	70,80 g

---

In 10 Stunden ausgewandert . . . 9,64 g.

In einer Nachtstunde pro 1 qm sind 0,964 g Stärke ausgewandert.

### II. *Cucurbita Pepo*.

30. Juli Abends 6 Uhr 30 Minuten nach schönem, normalem Sommertag; Vormittag weisse Wolken, Nachmittag Sonnenschein, 20—25° C.

31. Juli früh 5 Uhr 10° C., Nachts Regen (10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunde).

Die Jodprobe ergibt sehr viel Stärke am Abend, einen kleinen Rest am Morgen.

Untersucht werden je 600 qcm.

600 qcm wiegen trocken:

am Abend	3,595 g
am Morgen	3,077 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

am Abend	59,92 g
am Morgen	51,22 g

---

In 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden ausgewandert . . . 8,70 g.

In einer Nachtstunde pro 1 qm sind 0,828 g Stärke ausgewandert.

**B. Am Tage assimilirte Stärke.****a) Blätter an der Pflanze.****III. Helianthus annuus.**

13. August früh 5 Uhr wurden 7 Blatthälften einer grossen Pflanze abgeschnitten. — Gestern Abend 15<sup>0</sup>, früh 6 Uhr nur 7<sup>0</sup> C. Um 8 Uhr 30 Minuten wird konstatiert (bei 12,5<sup>0</sup> C.), dass ein anderes Blatt derselben Pflanze, welches um 5 Uhr ganz stärkefrei war, bei der Jodprobe metallisch glänzend schwarz wurde; die Assimilation an der Morgensonne von 5—8 Uhr war also höchst ergiebig. An demselben Tage um 3 Uhr Nachmittags werden die anderen 7 Blatthälften abgeschnitten. Es war beständig sonnig heiteres Wetter mit blauem Himmel. — Die Temperatur stieg bis 25<sup>0</sup> C.

Von jeder Blatthälfte wurden 100 qcm ausgeschnitten, also am Morgen und Nachmittag je 700 qcm untersucht. Die Jodprobe der Abfälle zeigt die Blätter morgens 5 Uhr ganz stärkefrei, Nachmittags 3 Uhr sehr stärkereich.

700 qcm wiegen trocken:

früh 5 Uhr	3,054 g
Nachmittags 3 Uhr	3,693 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

5 Uhr früh	43,62 g
3 Uhr Nachmittags	52,76 g

---

Zunahme an Stärke in 10 Stunden 9,14 g.

In einer Tagesstunde pro 1 qm 0,914 g Gewichtszunahme.

**IV. Cucurbita Pepo.**

21. August 9 Uhr früh werden von 7 Blättern Längshälften abgeschnitten bei Sonnenschein und 18<sup>0</sup> C. Am selben Tage um 12 Uhr, also nach 3 Stunden bei 24<sup>0</sup> C. und nachdem beständig Sonnenschein geherrscht, werden die 7 andern Blatthälften geerntet.

Aus jeder Blatthälfte werden 200 qcm ausgeschnitten, also am Morgen und Mittag je 1400 qcm untersucht.

Die Jodprobe ergab während der 3 Stunden eine sehr merkliche Zunahme an Stärke.

1400 qcm wiegen trocken:

früh 9 Uhr	7,880 g
Mittags 12 Uhr	8,167 g

1 qm Blattfläche wiegt trocken:

früh 9 Uhr	56,30 g
Mittags 12 Uhr	58,33 g

---

Zunahme in 3 Stunden 2,03 g.

1 qm Blattfläche gewann in einer Stunde 0,68 g.



V. *Rheum officinale*.

19. August früh 6 Uhr bei 10° C. 3 Längshälften von Blättern geerntet.

An demselben Tag um 11 Uhr Vormittag bei 20° C. und herrschendem Sonnenschein wurden die anderen Hälften geerntet.

Aus jeder Blatthälfte wurden 400 qcm ausgeschnitten, also im Ganzen jedesmal 1200 qcm untersucht.

Die Jodprobe ergab in den 5 Stunden eine beträchtliche Stärkezunahme, ohne dass das Maximum erreicht war.

1200 qcm wiegen trocken:

früh 6 Uhr 4,128 g

um 11 Uhr 4,520 g

1 qm Blattfläche wiegt also trocken:

früh 6 Uhr 34,40 g

um 11 Uhr 37,66 g

In 5 Stunden wurden assimiliert 3,26 g

In einer Stunde in 1 qm 0,652 g Gewichtszunahme.

b) abgeschnittene Blätter in Wasser gesetzt.

Die Blätter wurden in diesem Falle an der Basis des Stiels vom Stamm getrennt, und nachdem die eine Längshälfte der Lamina abgeschnitten war, die andere mit dem Stiel in eine enghalsige Wasserflasche gestellt. Diese Gefässe wurden im Garten so aufgestellt, dass sie während der Versuchszeit von keiner Seite beschattet wurden.

Die Gewichtszunahme war in diesem Falle bei weitem grösser, als wenn die Blätter am Stamme sassen, was sich meiner Erwartung entsprechend einstellte, da in diesem Fall ein Abfluss der assimilierten Stärke in den Stamm während der Versuchszeit nicht eintreten konnte; es musste also eine grössere Masse als im normalen Fall sich ansammeln, worauf ich im folgenden Paragraphen ausführlicher zurückkomme.

VI. *Helianthus annuus*.

6. August 5 Uhr früh wurden bei 15° C. und leichtem Regen 8 Blätter von den Hauptstämmen dreier grosser Pflanzen abgeschnitten, im Zimmer in Wasser gestellt und um 8 Uhr früh zum Versuch benützt, d. h. es wurde von jedem Blatt eine Längshälfte genommen, aus jeder derselben 100 qcm herausgeschnitten, also 800 qcm für den Versuch genommen.

Die noch mit dem Stiel versehenen Hälften wurden wie oben erwähnt behandelt und blieben bis 2 Uhr 45 Minuten im Garten stehen. Das Wetter war seit 8 Uhr trüb und feucht, um 11 Uhr wurde es heller bei 17° C., dann bis 2<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr weisse Wolken, hell, 25° C.

Eine der 8 Blatthälften wurde, weil sie gewelkt hatte, von der wei-

teren Untersuchung ausgeschlossen; die anderen 7 wurden, um sie turgeszent zu machen,  $\frac{1}{2}$  Stunde ganz in Wasser gelegt.

Es kamen zur Untersuchung 800 qm 8 Uhr früh und 700 qm um  $2\frac{3}{4}$  Uhr.

Die Jodprobe der Abfälle ergab: alle Blätter vor Beginn des Versuches völlig stärkefrei, am Ende desselben beträchtliche Stärkebildung.

Es wiegen trocken:

800 qm früh 8 Uhr	4,252 g
700 qm $2\frac{3}{4}$ Uhr	4,498 g
1 qm Blattfläche wiegt trocken:	
um 8 Uhr früh	53,15 g
$2\frac{3}{4}$ Uhr Nachmittags	64,27 g
Zunahme in $6\frac{3}{4}$ Stunden	11,12 g.

Zunahme von 1 qm in 1 Stunde = 1,648 g.

Bei einem anderen Versuch dieser Art hatte ich nicht die Hälften der Blätter, sondern ganze Blätter miteinander verglichen, was ich später als nicht ganz korrekt erkannte; dennoch will ich anführen, dass dieser Versuch pro 1 qm in 1 Stunde die Gewichtszunahme von 1,735 g ergab, was immerhin mit dem vorigen hinreichend übereinstimmt.

## § 7. Betrachtungen über die Assimilationsenergie.

Ich stelle zunächst die im vorigen Paragraphen gewonnenen Resultate zusammen.

1 qm Blattfläche ergab pro Stunde:

### A. Ausgewanderte Stärke in der Nacht.

I. Helianthus	0,964 g
II. Cucurbita	0,828 g.

### B. Gewichtszunahme am Tage.

a) Blätter am Stamm.

III. Helianthus	0,914 g
IV. Cucurbita	0,680 g
V. Rheum	0,652 g.

b) abgeschnittene Blätter im Wasser stehend.

VI. Helianthus	1,65 g.
----------------	---------

Diese unmittelbaren Beobachtungsergebnisse geben an und für sich noch keine richtige Vorstellung davon, wieviel Stärke in 1 qm Blattfläche während einer Stunde bei einer der genannten Pflanzen durch Assimilation erzeugt wird.

Zunächst gelten die genannten Zahlen nicht für 1 qm des eigentlichen Mesophylls; denn wenn auch bei dem Herausschneiden der beobachteten Flächenstücke, wie erwähnt, die grossen vorspringenden Rippen vermieden wurden, so enthielten dieselben doch noch zahlreiche dünnere Rippen, und unzählige kleine, ein Maschennetz bildende Nerven. Es würde sehr schwer sein, den Flächenraum derselben genau zu bestimmen. Eine ungefähre Schätzung lässt mich annehmen, dass etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  der gemessenen Flächen auf die Nervatur entfallen könnte, wonach also die genannten Zahlen betreffs des Mesophylls allein zu corrigiren wären.

Ich sehe jedoch einstweilen, wo noch so viele Zwischenglieder der Betrachtung fehlen, keinen grossen Vorthail in diesem Verfahren, halte es vielmehr zunächst für das Richtige, zu fragen, wie gross die Leistung einer Blattfläche von 1 qm per Stunde überhaupt ist.

Aber auch diese Frage bedarf zunächst einer Klärung.

Die genannten Zahlen gelten streng genommen nur für die unmittelbar beobachteten Blätter der betreffenden Pflanze; ferner nur für die betreffenden Beobachtungstage oder eigentlich für die betreffenden Stunden, d. h. für die während derselben herrschende Temperatur und Lichtintensität; und auch die Mischung des Lichtes aus verschiedenen brechbaren Strahlen wechelt je nach dem Wetter von Stunde zu Stunde. Wir kennen auch nicht den Einfluss der Feuchtigkeit und Bewegung der Luft auf die Assimilation in den Blättern. Dies alles zu erwägen und durch Beobachtung festzustellen, wird Sache späterer Arbeiten sein müssen.

Trotz all dieser Bedenken halte ich die mitgetheilten Zahlen für beachtenswerth; sie geben uns eben doch ein Bild davon, was die Blätter an einem günstigen Sommertage bei kräftig vegetirenden Pflanzen zu leisten vermögen. Aber von der Assimilationsenergie, d. h. von der Grösse des Stärkequantums, welches durch Assimilation in 1 qm Blatt per Stunde erzeugt wird, geben sie trotzdem nur dann eine richtige Vorstellung, wenn man in Betracht zieht, dass auch bei vollem Tageslicht, selbst im Sonnensein und um so mehr, je höher die Temperatur steigt, die assimilirte Stärke aufgelöst und fortgeführt wird. **Die in einigen Tagesstunden konstatirte Gewichtszunahme der Blätter bezeichnet also nur einen Rest von Stärke, der nicht aufgelöst und fortgeführt worden ist.**

Könnten wir daher genau bestimmen, wieviel von der assimilirten Stärke aufgelöst und fortgeführt worden ist, so würde dieser Verlust, addirt zu dem durch die Wägung bestimmten Rest, die Assimilationsenergie bezeichnen.

Allein die während der Assimilation aus den Blättern entführte Stärke lässt sich gegenwärtig auch nicht genau bestimmen, vielmehr nur angeben, wieviel wenigstens fortgeführt werden mag. Ich habe bestimmte Zahlen für die in den Nachtstunden aus den Blättern verschwundene Stärke an-



gegeben und gezeigt, dass bei hoher Tagestemperatur die Entleerung eine weit kräftigere sein kann, so dass in 5 Stunden bei 23—37° C. der ganze von den 6 vorhergehenden Stunden bei 15—25° C. erübrigte Rest fortgeführt werden kann. Auch ist zu beachten, dass die Werthe der in einer Naechtstunde fortgeführten Stärke wahrscheinlich zu klein sind, weil die völlige Entleerung der Blätter schon vor Sonnenaufgang vollendet sein könnte, die Zahl der Stunden also zu gross angenommen wäre.

Will man sich daher vor Uebertreibung schützen, und sich zunächst an die durch Beobachtung gewonnenen Zahlen halten, so wird man vielleicht am besten thun, die in der Naecht entleerte, direkt beobachtete Stärkequantität der Betrachtung zu Grunde zu legen, und wenn wir beachten, dass am Tage bei höherer Temperatur das fortgeführte Stärkequantum wahrscheinlich viel grösser ist, als das in den kühlen Naechtstunden beobachtete, so gewinnen wir Zahlen, denen man keine Uebertreibung nachsagen kann.

Addirt man also die pro Quadratmeter in einer Stunde der Naecht aus den Blättern verschwundene Stärke zu der während einer Tagesstunde beobachteten Gewichtszunahme, so erhält man auf Grund der oben genannten Zahlen folgendes:

für *Helianthus*:

Verlust durch Fortführung	0,964 g
+ Rest an Stärke im Blatt	0,918 g
<hr/>	
Summe des Assimilationsproduktes	= 1,882 g.

für *Cucurbita*:

Verlust an ausgewanderter Stärke	0,822 g
+ Restirende Stärke im Blatt	0,680 g
<hr/>	
Summe der assimilirten Stärke	= 1,502 g.

Eine gewisse Probe für die Richtigkeit der gemachten Annahme liefern die beiden Beobachtungen über die Gewichtszunahme von *Helianthus*blättern, welche am Tage abgeschnitten im Wasser standen und deren Assimilationsprodukt an der Auswanderung verhindert war<sup>1)</sup>. Der als ganz ge-

<sup>1)</sup> Man könnte vielleicht vermuthen, dass die Lösungsprodukte am Querschnitt des Blattstiels in das Wasser übertreten; obgleich längst und zahlreich gemachte Wahrnehmungen mich eines anderen belehrt hatten, machte ich doch noch folgenden Versuch: zwei grosse Blätter von Rheum, am Abend des 12. August abgeschnitten, wurden in einem Masseyylinder mit Wasser über Naecht stehen gelassen. In 15 Stunden sogen die Stiele 35 ccm Wasser; es blieben nur 15 ccm übrig; die Zuckerprobe ergab jedoch in letzteren nur eine kaum merkliche Spur von Zucker, obgleich der Stiel ziemlich reich an Zucker war und eine sehr beträchtliche Verminderung der Stärke im Mesophyll stattgefunden hatte. Bekanntlich geben auch sehr zuckerreiche Scheiben von Runkelrüben, in Wasser liegend, kaum Spuren von Zucker an dieses ab. Man kann daher ein in Wasser gestelltes Blatt als am Querschnitt des Stieles bezüglich der Stoffbewegung gesperrt betrachten.

lungen zu betrachtende Versuch hatte, wie oben angegeben, pro Quadratmeter und Stunde eine Gewichtszunahme von 1,65 geliefert. Der weniger genau durchgeführte Versuch ergab 1,735, das Mittel aus beiden giebt 1,7, also eine Zahl, welche zwischen den beiden theoretisch gewonnenen mitten inne liegt, was um so befriedigender ist, als man bei derartigen Untersuchungen ja überhaupt nur auf ungefähre Uebereinstimmung rechnen darf.

Nehmen wir nochmals das Mittel aus den beiden für *Helianthus* gewonnenen Zahlen, so erhalten wir als Assimilationsprodukt

pro Quadratmeter in einer Stunde	1,8 g
und für <i>Cucurbita</i>	1,5 g.

Bei dieser Berechnung, die ja überhaupt nur eine ungefähre Vorstellung und nur für den Fall sehr günstiger Assimilationsbedingungen geben soll, können wir den in einer Stunde stattgehabten Athmungsverlust übergehen. Für *Helianthus* würde derselbe nach Weber in 24 Stunden pro Quadratmeter nur etwa 1,7 g, also in einer Stunde 0,07 g ausmachen.

Es ist ja wahrseheinlich, dass für *Helianthus* und *Cucurbita* noch günstigere Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse, als bei meinen Versuchen eintreten können, und gewiss ist, dass je nach der Ungunst des Wetters zu gewissen Stunden oder Tagen nur die Hälfte, vielleicht nur ein Zehntel der genannten Stärkemenge assimiliert wird. Die gewonnenen Zahlen, 1,8 und 1,5 beanspruchen also nur die Assimilationsenergie für die genannten Bedingungen bei den untersuchten Pflanzen ungefähr anzugeben.

Unter diesen Einschränkungen und zugleich bei der Erwägung, dass bei günstiger Morgensonne schon in den ersten Tagesstunden oft sehr viel Stärke gebildet wird, was auch bei günstiger Abendbeleuchtung der Fall sein dürfte, können wir nun die beiden Zahlen dazu benutzen, uns eine Vorstellung von dem gesammten Stärkequantum zu bilden, welches an einem schönen und langen Sommertag von so kräftigen Pflanzen wie *Helianthus* und *Cucurbita* gebildet wird. Vielleicht ist es aber für diesen Zweck richtiger, das arithmetische Mittel aus den oben für beide Arten gefundenen Zahlen zu nehmen, und somit von der Ansicht auszugehen, dass bei diesen Pflanzen in 1 qm Blattfläche pro Stunde bei gutem Wetter rund 1,6 g Stärke gebildet wird.

Die Tageslänge von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang beträgt Mitte Juni  $16\frac{1}{4}$  Stunden und sinkt bis Mitte August auf  $14\frac{1}{2}$  Stunden. Diese 8 Wochen sind für unsere Pflanzen die Zeit der kräftigsten Vegetation.

Nehmen wir daher die mittlere Tageslänge zu 15 Stunden an, soergiebt sich also, dass 1 qm Blattfläche an einem solchen Tage

$$15 \times 1,6 = 24 \text{ g Stärke assimiliert, wozu noch ein Athmungsverlust von ea. 1 g zu addiren wäre.}$$

Unter den von Weber beobachteten Pflanzen befand sich auch *Helianthus*, für den wir pro Quadratmeter in 10 Stunden 5,559 g fanden, was

in 15 Stunden nur 8,338 g ergeben würde, also nur  $\frac{1}{3}$  des von mir angegebenen Werthes. Diese Verschiedenheit kann jedoch nicht überraschen; denn Weber's Angabe ist ihrer ganzen Berechnung nach ein Mittelwerth aus der gesammten Vegetationszeit der Pflanze, in welcher günstige und ungünstige Tage eingeschlossen sind. Zudem waren die Vegetationsbedingungen bei Weber's Beobachtungen überhaupt im Allgemeinen ungünstig: seine Pflanzen standen hinter der Glaswand unseres Gewächshauses, erhielten daher ein schwächeres Licht als im Freien, und zudem war im Verhältniss zur Beleuchtung wohl auch die Temperatur häufig eine zu hohe. Was aber noch weit ungünstiger wirken musste, ist der Umstand, dass unsere Pflanzen in Blumentöpfen eingewurzelt waren. Welehen überaus ungünstigen Einfluss dies auf die Assimilationsthätigkeit gerade von *Helianthus*, und ebenso auch von *Cucurbita* ausübt, habe ich bei meinen vielen Kulturen seit 25 Jahren zur Genüge erfahren. Selbst in sehr grossen Blumentöpfen, und selbst dann, wenn diese im Garten in die Erde eingegraben sind, bleiben auch die bestentwickelten Exemplare doch nur Zwerge im Vergleich zu den kolossalen Grössen, welche Sonnenrose und Kürbis, im freien Gartenland eingewurzelt, erreichen.

Diese Erwägungen sollen daher nicht etwa die von Weber mit äusserster Sorgfalt gewonnenen Zahlen bemängeln, vielmehr zeigt gerade der relativ geringe Werth, den er für die Assimilationsgrösse gewann, die Genauigkeit seiner Beobachtung, aber ebenso, darf ich sagen, ist es auch Vertrauen erweckend, dass ich einen fast dreifach so grossen Werth gefunden habe, weil dies den dargelegten Verhältnissen und allem, was wir theoretisch über die Sache sagen können, durchaus entspricht.

Dieses Resultat ist aber auch insofern ein erfreuliches, weil meine Untersuchung über die Assimilationsgrösse nach einer Methode angestellt wurde, die mit der von Weber benutzten (aber gleichfalls von mir angegebenen) gar keine Aehnlichkeit besitzt.

Schliesslich können wir uns jetzt noch fragen, wie gross wohl die assimilatorische Leistung einer ganzen *Helianthus*pflanze oder einer Kürbispflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wenn die Fruchtbildung beginnt, also etwa Anfang August, während eines 15 stündigen heiteren Tages sein mag, wobei ein günstiger nahrungskräftiger Boden vorausgesetzt wird.

Ich habe zu diesem Zwecke die gesammte Blattfläche zweier Pflanzen im August gemessen und folgendes gefunden: eine recht kräftige, mit zahlreichen Blüthenköpfen versehene, aber keineswegs zu den grössten zählende Pflanze von *Helianthus annuus* besass

145 Blätter aller Grössen zusammen = 1,5 qm.

Eine Kürbispflanze, deren Wurzel drei kräftige Hauptprossen ernährte, an denen unreife Früchte sassen, ergab

1160 Blätter = 7,3 qm.



Die Assimilationsgrösse dieser beiden Pflanzen würde also in einem 15 stündigen Tage ergeben:

für Helianthus	36 g
für Cucurbita	185 g.

Auch diese Zahlen sind sicherlich noch nicht als die höchsten Werthe zu betrachten, da es weit grössere Pflanzen der genannten Arten giebt, die in derselben Vegetationszeit eine viel grössere Quantität von Pflanzensubstanz erzeugen.

### § 8. Weitere Schlussfolgerungen.

Aus der vorausgehenden Darstellung ergeben sich zwei Thatsachen von besonderem Gewicht:

1. dass man durch die Jodprobe sehr leicht konstatiren kann, ob überhaupt Stärke in den Blättern ist oder nicht, ob ihr Quantum zu- oder abnimmt;

2. dass man im Stande ist, die durch Assimilation angesammelte ebenso wie die nach der Auflösung fortgeführte Stärke nach einer sehr einfachen und bequemen Methode ihrem Gewicht nach zu bestimmen.

Durch verständige Anwendung beider Methoden wird es gelingen, eine lange Reihe der wichtigsten Fragen der Pflanzenphysiologie zu beantworten.

Hier beschränke ich mich einstweilen darauf, einige dieser Fragen anzuregen.

1. Es ist eine in der Pflanzenkultur immer wiederkehrende Thatsache, dass warme Nächte nach heiteren, warmen Tagen das Gedeihen der Pflanzen ganz besonders fördern, vor allem aber solcher Pflanzen, die in wärmeren Klimaten heimisch sind. Ich habe nun gezeigt, dass bei manchen Pflanzen, wie Helianthus, Datura, Atropa, Beta u. a. selbst in sehr kühlen Sommer Nächten, wo die Temperatur bei Sonnenaufgang bis auf 6° C. herabsinkt, noch eine vollständige Entleerung der Stärke aus den Blättern in den Stamm stattfindet, während bei anderen Pflanzen, wie bei dem Tabak, dem Maulbeerbaum, Catalpa u. a., dies nur in warmen Nächten gelingt.

Es ist aber klar, dass eine Pflanze um so kräftiger wachsen kann, je vollständiger die am Tage assimilirte Stärke während der Nacht in den Stamm übertritt, um von dort aus in die Knospen, Wurzelspitzen, Blüthen und jungen Früchte übergeführt zu werden und daselbst als Wachsthumsmaterial zu dienen. Bleibt in den Blättern aber ein beträchtlicher Rest des Assimilationsproduktes zurück, so kann dasselbe auch nicht zum Wachsthum jener Organe verwendet werden; und was vielleicht ebenso wichtig ist, wenn am Morgen noch beträchtliche Quantitäten von Stärke im Chlorophyll der Blätter vorhanden sind, so wird, wie man annehmen darf, die Neubildung derselben beeinträchtigt, da ja in einem Chlorophyllkorn nicht jedes beliebige Quantum

von Stärke Raum findet. Andererseits ist aber auch zu bedenken, dass eine Pflanze, wie etwa der Tabak, deren Blätter in kalten Nächten (z. B. im Oktober bei 8—6° C.) nicht merklich entleert werden, doch noch fortwachsen kann, wenn nur während der Tagesstunden eine günstigere Temperatur herrscht; weil bei dieser ebenfalls Abfluss von Stärke nach den wachsenden Theilen hin stattfindet.

2. Vielfach werden Blätter verschiedenster Pflanzen zu besonderen landwirthschaftlichen oder technischen Zwecken verwendet. Da nun, wie ich gezeigt habe, die Blätter am frühen Morgen stärkefrei, oder doch stärkearm sind, am Nachmittag und Abend dagegen gewöhnlich sehr stärkereich, so leuchtet ohne weiteres ein, dass das Material, welches man am Morgen erntet, ein wesentlich anderes ist als am Abend, und ähnliche Differenzen ergeben sich bei kühlem und sehr warmem Wetter.

Die Blätter des Weinstocks und der Runkelrübe, im höheren Norden auch die verschiedener Bäume, werden als Futter für Hausthiere benutzt; es war aber bisher unbekannt, dass dieses Futter eine ganz wesentlich andere Mischung von Kohlehydrat und Eiweisssubstanz besitzt, je nachdem die Blätter am Morgen oder am Abend, bei kühlem oder heissem Wetter geerntet worden sind. Dasselbe Bedenken würde bei der Zucht der Seidenraupe zu beachten sein, denn die stärkefreien Blätter des Maulbeerbaumes, wenn sie am frühen Morgen geerntet sind, bieten eine Nahrung dar, welche sehr reich an Wasser und Eiweisssubstanzen, am Abend dagegen reich an Stärke ist. Ebenso wird sich der Unterschied in solchen Fällen geltend machen, wo specifisch eigenthümliche Stoffe der Blätter das Ziel der Pflanzenkultur darbieten: so z. B. bei dem Tabak und dem chinesischen Thee. Die dem Raucher und Theetrinker wichtigen Stoffe der Blätter müssen am frühen Morgen, nach einer warmen Nacht, wo keine oder wenig Stärke in den Blättern ist, in relativ viel grösserer Menge als am Abend vorhanden sein; Tabakblätter, am Nachmittag geerntet, enthalten ein grosses Quantum Stärke, erhöhen das Gewicht der Waare durch einen Stoff, der als ganz gleichgültiger Ballast für den Konsumenten gelten muss, das Produkt aber vertheuert, und bei dem Tabak sicherlich auch verschlechtert. Ich habe mir sagen lassen, dass in der Pfalz die Ernte der Tabakblätter am Morgen stattfindet, was also ganz rationell wäre; wie es mit dem Thee steht, weiss ich nicht.

3. Wir haben gegenwärtig zahlreiche Aschenanalysen, vorwiegend von wichtigen Kulturpflanzen, unter denen zum Theil auch die Aschengehalte der Blätter Beachtung verdienen. Aus dem in dieser Richtung wichtigsten Werke von Emil Wolf (Aschenanalyse, Berlin 1871) entnehme ich beispielsweise folgende Daten:

Für die Blätter des Rothklee (p. 61) finde ich den Aschengehalt zwischen 7,3 und 9 % der Trockensubstanz. Für das „Kraut“, d. h. also vor-

wiegend die Blätter der Kartoffel, schwankt der Aschengehalt in verschiedenen Monaten zwischen 5,1 und 8,5 %.

Bei den Blättern der Runkelrübe (p. 77) schwankt derselbe zwischen 13 und 17,8 %.

Bei den Blättern der Zuckerrübe (p. 87) in den Monaten Juli bis Oktober zwischen 9,5 und 20,7 %.

Der Aschengehalt der Maulbeerblätter (p. 120) zwischen 7,5 und 13,4 %.

Ohne den Einfluss des Alters, des Bodens, der Düngung oder auch der Varietäten bezweifeln zu wollen, muss aber hervorgehoben werden, dass bei der Aschenanalyse der Blätter mehr als alles andere der Stärkegehalt zu beachten wäre, der fortwährend mit der Tagesstunde und dem Wetter wechselt. Es hat keinen bestimmten Sinn, keine allgemeine Geltung für eine Pflanzenart, zu sagen, die Blätter enthalten 6 oder 10 % der Trockensubstanz an Asche, so lange man den wechselnden Stärkegehalt nicht kennt.

Dass es sich hier nicht etwa um Haarspaltereien handelt, sondern um Dinge, welche für die Agrikultur von höchster Bedeutung sein können, leuchtet ohne weiteres ein, wenn ich die betreffenden Zahlen aus § 6 anführe.

Dort zeigte sich, dass 1 qm Blattfläche trocken wiegt:

bei *Helianthus*:

am Abend . . . 80,44 g

am Morgen . . . 70,80 g

---

Differenz . . . 9,64 g,

d. h. die Trockensubstanz eines Blattes vermehrt oder vermindert sich von 100 auf 113,5.

Bei *Cucurbita*:

am Abend . . . 59,92 g

am Morgen . . . 51,22 g

---

Differenz . . . 8,70 g,

d. h. das Trockengewicht eines Blattes schwankt von 100 auf 116,8.

Bei *Helianthus*:

5 Uhr früh . . . 43,62 g

3 Uhr Nachmittags 52,76 g

---

Differenz . . . 9,14 g,

d. h. das Trockengewicht eines Blattes schwankt in 10 Tagesstunden zwischen 100 und 121.

Diese sehr bedeutenden Schwankungen des Trockengewichts werden aber, wie wir wissen, durch temporäre Erzeugung und Abfuhr von Stärke hervorgerufen, und es ist nicht wahrscheinlich, dass auch die Mineralstoffe in proportionalen Massen ein- und auswandern. Daraus folgt aber, dass die Blätter am Morgen nach der nächtlichen Entleerung der Stärke relativ mehr Asche enthalten müssen, als am Abend oder am Mittag, wenn neue Stärke ange-



häuft worden ist; oder um bei unserem letztgenannten Beispiel zu bleiben: 100 g Troekensubstanz der Blätter von *Helianthus* können am Morgen gerade so viel Asehe enthalten, wie 121 g Blätter, welche um 3 Uhr Nachmittags geerntet worden sind.

Da es nun so leicht ist, durch Einsammeln der Blätter bei Sonnenaufgang ganz stärkefreies Material zu ernten, so wäre man in der Lage, den Asehenanalysen ein von dem Stärkegehalt unabhängiges Trockengewicht zu Grunde zu legen, und so das jeder Pflanzenart spezifisch Eigenartige betreffs des Asehengehaltes der Blätter zu konstatiren; ganz besonders aber wäre dies dann zu wünschen, wenn z. B. die Blätter von Pflanzen untersucht und verglichen werden sollen, die auf verschieden gedüngtem Boden gewachsen sind, oder Blätter derselben Art, aber von verschiedenem Alter.

Ein viel übersichtlicheres und besser zu verwerthendes Bild von der chemischen Zusammensetzung der Blätter würden wir jedoch gewinnen, wenn man fortan bei quantitativen Analysen derselben nicht das Trockengewicht als Einheit zu Grunde legte, um darauf die Quantitäten der einzelnen Stoffe zu beziehen, wie es bei prozentischen Angaben bisher geschieht, sondern die Gewichtsmengen jedes einzelnen Stoffes auf einen Quadratmeter der frischen Blattfläche berechnete. Die so gewonnenen Zahlen sind dann ganz unabhängig vom Trockengewicht, die im Blatt stattfindenden physiologischen Veränderungen treten in den Analysen deutlicher hervor, und wenn es zu gewissen Zwecken nöthig sein sollte, das Trockengewicht einer prozentischen Berechnung zu Grunde zu legen, so ergibt sich dasselbe bei der vorgeschlagenen Untersuchungsweise ja nebenbei auch noch.

Bei den grünen assimilirenden Blättern kommt es ja, zur Beurtheilung ihrer physiologischen Leistungen, überhaupt nur wenig auf ihr Gewicht an; die Hauptsache ist die Flächenausbreitung, denn von ihr hängt die Transpiration, also die Zufuhr der Mineralstoffe, die Aufnahme der Kohlensäure und die Erzeugung der Stärke ab.

Diese Bemerkungen betreffen natürlich nur diejenigen Analysen, welche zum Zweck pflanzenphysiologischer Schlussfolgerungen gemacht werden; wo es sich dagegen um rein praktische Zwecke der Landwirthschaft u. s. w. handelt, da wird die bisherige Berechnung in Prozenten der Troekensubstanz ihren alten Werth behalten.

Würzburg, den 17. Oktober 1883.

## XVIII.

### Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen.

1888.

(Aus den „Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg“, herausgegeben von J. Sachs, Bd. III., 1888.)

Der Zweck der vorliegenden Abhandlung ist ein rein praktischer; es kommt mir darauf an, auf Grund mehrjähriger Erfahrungen zu zeigen, wie man eine der häufigsten und verderblichsten Pflanzenkrankheiten, die Chlorose, die ganz vorwiegend in gut gehaltenen Gärten auftritt, mit geringen Kosten und unbedeutendem Zeitaufwand beseitigen kann. Werthvolle, oft lange Jahre in den Gewächshäusern gepflegte Topf- und Kübelpflanzen verfallen plötzlich der Chlorose und endigen ihr kostspieliges Dasein auf dem Komposthaufen; noch häufiger werden die Freilandpflanzen davon befallen, besonders wenn der Boden sehr humusreich und der Sommer sehr feucht ist, wie gerade in diesem Jahre (1888). Besonders peinlich ist es, wenn Sträucher und Bäume, auch perennirende Stauden, die man 10—15 Jahre lang, oft unter schwierigen Verhältnissen gepflegt hat, anfangen sehr hellgrüne, im nächsten Sommer weisse Blätter zu erzeugen, und wenn man dann zusehen muss, wie die anfangs nur an einzelnen Aesten aufgetretene Krankheit sich mehr und mehr in der Laubkrone ausbreitet, bis nach 4—5 Jahren kein grünes Blatt mehr zu sehen ist; dabei wird der Strauch oder Baum von Jahr zu Jahr schwächer, bis er endlich gar nicht mehr austreibt und nur noch als Brennholz zu verwerthen ist. Während dieses langjährigen Siechthums verunstalten solche Pflanzen den Garten in ihrer Umgebung; ihre endliche Entfernung hinterlässt eine unliebsame Lücke, und wenn es sich um Fruchtbäume oder sonst rentable Kulturen handelt, so kommt auch der Geldschaden noch in Betracht.

Ich glaube daher, dass die sehr einfache Methode, welche ich zur Beseitigung der Chlorose anwende, manchen Pflanzenzüchtern willkommen sein

wird. Auch für die wissenschaftliche Forschung auf dem Gebiete der Pflanzenernährung ist die praktische Beschäftigung mit der Chlorose von Bedeutung; denn man stösst hierbei auf Probleme, die erst durch weitere und langwierige Forschung zu lösen sein werden.

Wären diese Zeilen für Pflanzenphysiologen bestimmt, so könnte ich nun ohne Umstände auf die Mittheilung meiner Erfahrungen übergehen. Praktischen Pflanzenzüchtern aber möchte ich vorerst sagen, was wir bisher über die Ursache der Chlorose und ihre Heilbarkeit durch Eisensalze wissen<sup>1)</sup>; ich beschränke mich dabei, dem Zweck entsprechend, auf das, was zum Verständniss der mitzutheilenden Erfahrungen nöthig ist.

Seit alter Zeit ist die Thatsache bekannt, dass unter Umständen (aber bei kräftiger Beleuchtung) die sich entfaltenden Blätter eines Zweiges, statt grün zu werden, völlig weiss erscheinen, rein weiss, wie weisses Papier, oder auch mit einem Schimmer in's Grüne, der dann längs der Rippen und Nerven der Blätter dunkler ist; in manchen Fällen können diese chlorotischen Blätter auch einen gelblichen Ton haben, was von besonderen Stoffen herrührt, die nicht näher bekannt sind (z. B. *Aristolochia tomentosa*). Die typische Form der Chlorose ist aber die rein weisse Färbung der entfalteten Blätter, die sonst ihre normale Gestalt haben, auch meist die normale Grösse, nicht selten aber auch etwas kleiner sind als die gesunden grünen Blätter. — Sehr gewöhnlich sind an langen Sprossachsen die ersten 5—10 oder mehr Blätter grün, die folgenden hellgrün, die späteren aber völlig weiss. An älteren Bäumen (z. B. Rosskastanien) kommt es vor, dass mitten in der mächtigen und normal grünen Laubkrone ein einzelner Ast allein schneeweisse Blätter trägt; bei jüngeren Bäumen und kleineren Sträuchern erscheinen mit Eintritt der Krankheit gewöhnlich alle Blätter hellgrün oder rein weiss. Auch kommt es vor, dass an einem alten Baume (z. B. Birken, Ahorn u. s. w.), dessen Krone nur gesunde grüne Blätter trägt, einzelne Triebe aus der Stammbasis herauswachsen, die nur weisse Blätter tragen.

Dass diese Krankheit, die Chlorose, in der gänzlichen oder theilweisen Nichtausbildung des allgemeinen grünen Pflanzenfarbstoffes, des Chlorophyllgrünes besteht, leuchtet ohne weiteres ein; die mikroskopische Untersuchung zeigt aber auch, dass die kleinen, aus eiweissartigem Stoff bestehenden, weichen Körnchen, die im normalen Blatt den grünen Farbstoff in sich enthalten, in den chlorotischen Blättern nicht vorhanden oder mangelhaft ausgebildet sind. Trotz dieser fehlerhaften Organisation können die chlorotischen Blätter nicht nur, wie schon gesagt, bis zu oft normaler Grösse heranwachsen, sondern

---

<sup>1)</sup> Das bis zum Jahre 1865 darüber Bekannte findet man in meinem „Handbuch der Experimentalphysiologie“, Leipzig 1865, p. 142, gesammelt; eine kurze neuere Darstellung in meinem Werk: „Vorlesung über Pflanzenphysiologie“, 2. Aufl. 1887, p. 267.



auch nicht selten den ganzen Sommer über saftig bleiben; zuweilen aber werden sie nach einigen Wochen missfarbig und sterben ab.

Für die therapeutische Behandlung der Chlorose ist es nun sehr wichtig, das Auftreten derselben so zeitig als möglich zu erkennen, was keineswegs so leicht ist, wie man glauben könnte. Wenn die Krankheit in entschiedenster Energie auftritt, so sind allerdings schon die jüngsten Blätter, noch wenn sie sehr klein und in der Knospenlage gefaltet sind, weiss, und wenn man dies rechtzeitig wahrnimmt und die Eisendüngung sofort vornimmt, so werden diese Blätter in auffallend kurzer Zeit grün und erscheinen dann, völlig entfaltet, durchaus normal. Aber sehr häufig, zumal bei Sträuchern und Bäumen, bemerkt man im Frühjahr bei dem Austreiben der Laubknospen nichts Abnormes; die noch gefalteten kleinen, jungen Blätter sind grün. Bei weiterem Wachsthum aber, wenn sie sich nun flach ausbreiten und ihre Fläche beträchtlich grösser wird, stellt es sich heraus, dass nur die vorspringenden Blattrippen und oft auch die dünnen Fäden der Blattnervatur grün sind, dass dagegen die dünne Blatlamelle selbst, welche zwischen den Rippen und Nerven ausgespannt ist, um so weisser erscheint, je mehr sie an Fläche gewinnt (z. B. *Boeonia cordata*, *Castanea vesca* u. a.). Zuletzt sind diese Blätter gross und anscheinend ganz weiss, erst genauere Besichtigung zeigt nun, dass die chlorotischen Blätter noch grüne oder grünliche Rippen und Nerven haben. Bemerkt man nun die Krankheit erst in diesem Stadium, wo die Blätter oft eine sehr beträchtliche Grösse erreicht haben (z. B. *Magnolia tripetala*) so kommt man mit der Eisendüngung für das laufende Jahr meist schon zu spät und muss die Wirkung im nächsten Frühjahr abwarten, wenn man nicht etwa das Eisensalz in sehr verdünnter Lösung auf die Blätter selbst aufpinselt, was aber nur für wissenschaftliche Zwecke lohnt, denn einen chlorotischen Baum würde man auf diese Art nicht zum Ergrünen bringen, ohne grosse Mühe und Zeit zu verwenden.

Für die gärtnerische Praxis ist diese Erfahrung besonders wichtig; denn wer dieses Verhalten nicht kennt, und die unten zu beschreibende Eisendüngung im Sommer anwendet, ohne einen günstigen Erfolg wahrzunehmen, kann leicht zu dem Fehlschluss verleitet werden, das Verfahren taue überhaupt nichts.

Für die praktische Verwerthung der Eisendüngung beachte man also vor allem, dass ein Ergrünen der chlorotischen Blätter nach wenigen Tagen nur dann zu erwarten ist, wenn dieselben noch nicht oder soeben erst ausgewachsen sind. Zuweilen können auch solche Blätter noch im Sommer ergrünen, die schon mehrere Tage chlorotisch und völlig ausgewachsen waren. Meist aber geschieht dies nicht und die Wirkung der Eisendüngung macht sich in demselben Sommer erst an den noch nachwachsenden Blättern geltend, so dass man an dem Gipfel eines derartigen Sprosses (z. B. *Boeonia cordata*) jüngere, dunkelgrüne Blätter erhält, während die älteren, am unteren Theil derselben Sprossachse befindlichen noch wie vorher chlorotisch sind.

Man lasse sich daher durch einen scheinbaren Misserfolg nicht abschrecken und warte, wenn man in solchem Fall die Eisendüngung angestellt hat, das Austreiben der Sprosse im nächsten Frühjahr ab.

Es ist vielleicht gut, darauf hinzuweisen, dass die Nichtausbildung des grünen Farbstoffs auch auf anderen Ursachen, als bei der Chlorose, beruhen kann. Die als Etiollement (Vergeilen) bekannte Krankheit beruht auf Lichtmangel<sup>1)</sup>; die im finstern Raum erwachsenen Laubblätter sind aber nicht weiss, sondern gelb und werden, wenn sie nicht schon verdorben sind, durch Einwirkung auch schwachen Lichtes grün, ohne dass Eisendüngung nöthig wäre. — Im zeitigen Frühjahr oder noch öfter in der ersten Hälfte des Juni (in Deutschland), wo regelmässig ein namhafter Rückgang der Temperatur eintritt, entstehen bei sehr vielen in wärmeren Gegenden heimischen Pflanzen neue Blätter, die, ähnlich den etiolirten, zwar wachsen, aber gelb (nicht weiss) bleiben; diese Abnormität tritt bei vollem Tageslicht ein (in Gegensatz zum Etiollement) und beruht auf einer zu geringen Temperatur; derartige Blätter werden durch Aufenthalt in einem warmen Raum oder, wenn später wärmeres Wetter eintritt, grün (so z. B. bei Bohnen, Gurken, Getreidepflanzen, zumal Mais, ganz besonders auch bei geringer Junitemperatur bei *Mimosa pudica*)<sup>2)</sup>.

Indessen bedarf es nur dieses kurzen Hinweises, um die etiolirten und die durch zu niedere Temperatur nicht ergrüntten Blätter von den chlorotischen zu unterscheiden; sie sind eben nicht weiss wie diese, sondern gelb und werden auch nicht durch Eisendüngung grün.

Die schädliche, selbst tödtliche Wirkung der Chlorose ist durchaus begreiflich. Zu den am sicherten festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens ist es zu rechnen, dass es die chlorophyllhaltigen Zellen der grünen Pflanzentheile sind, in denen die Kohlensäure der Luft zersetzt wird, wobei aus dem Kohlenstoff derselben unter Verbindung mit den Elementen des Wassers zunächst Stärke oder ein ihr gleichwerthiger Stoff (Zucker) entsteht. Aus diesem ersten Assimilationsprodukt entstehen nach und nach alle übrigen organischen Stoffe, aus denen der Pflanzenkörper sich aufbaut; oder, könnten wir auch sagen, jedes Atom Kohlenstoff, welches in der Pflanze in irgend einer chemischen Verbindung enthalten ist, war ursprünglich in der Kohlensäure der Luft enthalten und ist durch die, vom Licht angeregte, Thätigkeit des Chlorophylls in den Stoffwechsel der Pflanze eingeführt worden. Die Wichtigkeit dieser Thatsache leuchtet auch dem mit der wissenschaftlichen Pflanzenphysiologie nicht Ver-

<sup>1)</sup> Ausführlicheres darüber in meinen „Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie.“ Leipzig 1887. 2. Aufl., p. 537.

<sup>2)</sup> Eine ausführliche Untersuchung über dieses Thema habe ich in der Zeitschrift „Flora“ Regensburg 1864, p. 497 ff. veröffentlicht (vergl. Abh. V).

trauten leicht ein, wenn man weiss, dass alle Pflanzenstoffe Kohlenstoff enthalten und dass nahezu die Hälfte der ganzen Trockensubstanz jeder Pflanze aus Kohlenstoff besteht.

Die gesammte Stoffbildung der Pflanze hängt also von der Thätigkeit des Chlorophylls ab; fehlt dieses, wie bei den chlorotischen Pflanzen, so ist auch die Neubildung organischer Pflanzenstoffe unmöglich; ist es in zu geringer Quantität vorhanden, wie bei den halbchlorotischen Pflanzen, so ist die Assimilation nicht hinreichend, die zu einem kräftigen Wachsthum nöthigen Pflanzenstoffe zu liefern; und eher oder später wird auch in diesem Falle der Tod eintreten, weil ein grosser Theil der Pflanzensubstanz durch Bildung von Holz, Kork, Harz, ätherischen Oelen, Gummi u. s. w. dem Lebensprozess entzogen und die noch lebensfähige Masse durch Athmung langsam zerstört wird. Die chlorotischen Pflanzen leben nur so lange, als der früher, vor dem Eintritt der Chlorose, angesammelte Vorrath von Stoffen hinreicht, das Leben und besonders das Wachsthum zu unterhalten. Eine chlorotische Pflanze verhungert, und zwar um so rascher je vollständiger die Chlorose ist, d. h. je vollständiger der Mangel an Chlorophyll, je reiner weiss die Blätter sind.

Die Ursache der Chlorose wurde vor 39 Jahren zuerst durch ihre Heilung entdeckt; ein französischer Chemiker Gris fand 1849, dass chlorotische Pflanzen ergrünen, wenn man sie mit Eisenlösungen begiesst, und ich zeigte 1860, dass, wenn man Pflanzen mit wässrigen Nährstofflösungen ernährt, aber das Eisen ausschliesst, Chlorose eintritt, die man durch Eisenzuführung wieder beseitigen kann, dass also diese Krankheit willkürlich hervorgerufen und geheilt werden kann.

In die Zellen der Laubblätter muss also Eisen eindringen, wenn sich das Chlorophyll ausbilden soll. Das ist nun schon 3—4 Jahrzehnte bekannt; ich habe aber nicht erfahren, dass diese wissenschaftlich festgestellte Thatsache auch in der Pflanzenkultur praktisch verwerthet worden wäre; die Landwirthe und Gärtner halten sie sogar für ein Kuriosum, mit dem sich die Pflanzenphysiologen abfinden mögen, welches aber praktisch nicht weiter in Betracht komme. Bis zu einem gewissen Punkte haben sie auch Recht; denn von der Feststellung der genannten Thatsache im Laboratorium an einzelnen Versuchspflanzen bis zu ihrer Verwerthung im praktischen Leben liegt noch ein weiter Weg, wie das Folgende zeigen wird; es ist sehr leicht, einer einzelnen kleinen chlorotischen Pflanze das Eisen so zuzuführen, dass ihre Blätter ergrünen und also funktionsfähig werden, es ist aber oft schwierig, ja kaum möglich, wenn es sich um grosse Bäume oder um kräftige Sträucher handelt. Eine kleine, in wässrigen Nährstofflösungen kultivierte und künstlich chlorotisch gemachte Pflanze wird in 2—3 Tagen grün, wenn man dem ihre Wurzeln umspülenden Wasser einige Milligramm Eisensalz zusetzt, sie verdirbt aber, wenn man ihr etwas zu viel Eisen giebt. Die Sorge,



dass durch einen zu reichlichen Eisenzusatz die chlorotische Pflanze getödtet werden könne, veranlasste auch mich vor langen Jahren, nur sehr verdünnte Lösungen zur Eisendüngung zu verwenden, und der Erfolg war dann ein negativer, obgleich dieselbe Eisenlösung, direkt auf die Blätter aufgetragen, diese zum Ergrünen brachte. Aehnliche Erfahrungen mögen auch wohl manchen Andern irre geführt haben. Dazu kommt noch, dass man Bäume, Sträucher, Stauden chlorotisch werden sieht, wenn ihre Wurzeln in einem Boden wachsen, der sogar reichliche Mengen von Eisen enthält, und dass von zwei gleichartigen Pflanzen, die neben einander in derselben Erde wachsen, die eine gesund, die andere chlorotisch sein kann.

Dies Alles zeigt, dass die von Gris und mir gemachte Entdeckung, dass Chlorose auf Eisenmangel beruht, doch nicht so ohne weiteres praktisch verwerthbar ist; vielmehr bedarf es vielfältiger Erfahrungen an in Erde wachsenden Pflanzen im Gewächshaus oder im freien Land, um ein praktisch verwerthbares Urtheil zu gewinnen. Was ich in dieser Richtung bis jetzt zur Klärung der Sache erfahren habe, ist allerdings noch vielfach lückenhaft, aber es ist wenigstens brauchbar und mag hier kurz zusammengefasst sein.

Es dürfte wohl nur äusserst selten vorkommen, dass die in dem Erdraum, den die Wurzeln durchwachsen, enthaltene Eisenmenge so gering wäre, dass sie zur Chlorophyllbildung der betreffenden Pflanze nicht hinreicht; denn einerseits zeigen alle Bodenanalysen mehr, gewöhnlich viele hundertmal mehr davon, als nöthig wäre, und andererseits wachsen gewöhnlich die Wurzeln verschiedener Pflanzen so dicht neben einander, dass im Falle eines wirklichen Eisenmangels im Boden alle darin eingewurzelten Pflanzen chlorotisch sein müssten, was ich noch nie beobachtet habe; vielmehr sind es immer nur einzelne Exemplare, während die anderen Chlorophyll bilden. In solchen Fällen, und diese sind bei in dichten Rasen wachsenden Pflanzen (z. B. bei *Convolvulus arvensis*) die gewöhnlichen, bleibt wohl keine andere Annahme übrig, als die, dass die Ursache der Chlorose in irgend einer Funktionsstörung der betreffenden Pflanze selbst liegt, einer Störung, die sie verhindert, das thatsächlich vorhandene und für gesunde Wurzeln aufnehmbare Eisen für sich zu benutzen. Es ist hierbei aber wohl zu beachten, dass eine geeignete Eisendüngung die Chlorose dennoch beseitigt; es liegt also nicht eine absolute Unfähigkeit der Wurzeln, Eisen aufzunehmen, vor, sondern nur das in der Erde irgendwie gebundene Eisensalz ist der kranken Pflanze versagt. Könnte man nun in solchen Fällen zunächst an eine funktionelle Störung der Saugwurzeln oder speziell der von ihnen erzeugten Wurzelhaare denken (eine Frage, die ich hier nicht entscheiden kann), so zeigen dagegen manche Vorkommnisse, dass die Störung auch in den saftleitenden Organen des Stammes oder einzelner Aeste eines Baumes zu suchen sein dürfte. Ich habe hier speziell einen vor vielen Jahren beobachteten sehr grossen Rosskastanienbaum als Beispiel anzuführen,

wo mitten unter den anderen Aesten mit normalen Blättern nur ein einziger, etwa 20 cm dicker Ast rein weisse chlorotische Blätter trug, deren Zahl wohl 2000 übersteigen durfte. Weniger auffallende Beispiele sind aber auch sonst nicht allzu selten. Doch müsste man vielleicht hier solche Bäume und Sträucher anschliessen, bei denen ein oder einige Aeste auf einer Seite des Stammes allein chlorotisch sind oder nach und nach im Lauf mehrerer Jahre es werden, weil die Wurzeln auf dieser Seite kein Eisen aufnehmen; denn durch die von mir schon früher („Vorlesungen über Pfl.-Phys. 1887, p. 267“) beschriebenen Versuche, wo die Eisenlösung durch einen Trichter in das Holz des Stammes chlorotischer Robinien (Kugelakazien) eintrat und dann nur die senkrecht über diesem befindlichen Zweige ihre Blätter ergrünen liessen, ist bewiesen, dass der aufsteigende Saftstrom in bestimmten Bahnen sich bewegt und nicht ohne weiteres sich im leitenden Holz allseitig ausbreitet. Man wird also, wenn Aeste eines Baumes nur auf einer Seite des Stammes chlorotische Blätter tragen, annehmen dürfen, dass die Wurzeln dieser Seite kein Eisen zuführen; aber auch die andere Annahme ist nicht ausgeschlossen, dass an irgend einer Stelle das den Saftstrom leitende Holz eine funktionelle Störung erlitten habe.

Muss ich es nun einstweilen dahingestellt sein lassen, worin diese Störungen bestehen mögen, welche vielleicht die Wurzeln hindern, das faktisch im Boden befindliche Eisen aufzunehmen oder das vielleicht aufgenommene Eisen an seinem weiteren Transport durch das Holz des Stammes oder einzelner Aeste zu verhindern, so kann ich dagegen eine bestimmte Ursache anführen, welche in gewissen Fällen die Chlorose an sonst gesunden Holzpflanzen hervorruft<sup>1)</sup>; diese Ursache besteht in einem allzuraschen Wachsthum; blattreiche Sprosse können so rasch sich verlängern und so rasch hinter einander zahlreiche Blätter bilden, dass die Aufnahme und der Transport des zur Chlorophyllbildung nöthigen Eisens in der gegebenen Zeit nicht hinreicht, um dem Bedürfniss zu genügen. Zu dieser Folgerung gelangte ich vor mehreren Jahren, als ich im Laufe zweier Winter an zahlreichen etwa 8–10jährigen Bäumen und Sträuchern eine sehr ausgiebige Lichtung der Kronen vornehmen liess; es wurden grosse Aeste oder zahlreiche kleinere Zweige abgenommen, um den Holzpflanzen eine passendere Form zu geben. Die Folge war, dass nun im folgenden Frühjahr die übrig gelassenen Aeste mit überraschender Gewalt austrieben, in wenigen Wochen entstanden aus unseheinbaren Winterknospen Sprosse von 2 oder 3 m Länge. Die ersten Blätter dieser Sprosse (z. B. von *Robinia pseudacacia*, *Spiraea*

1) Eine erste kurze Mittheilung über den Einfluss der Wachsthumsgeschwindigkeit auf die Entstehung der Chlorose habe ich in der Zeitschrift „Naturwissenschaftliche Rundschau“ (Braunschweig 1886) No. 29 gegeben, wo auch Einiges über die Beziehung des Eisens zum Chlorophyll überhaupt gesagt ist in der Abhandlung: „das Eisen und die Chlorose der Pflanzen von J. Sachs“.

*opulifolia*, *Castanea vesca*, *Quercus cerris* und *Q. robur* u. v. a.) waren normal grün, dann folgten an denselben Sprossachsen hellgrüne, endlich zahlreiche ganz weisse Blätter. Mit der nach dem Beschneiden ohnehin gesteigerten Blattbildung war ein rascher Eisenverbrauch verbunden, denn Chlorophyll musste mit ungewöhnlicher Ausgiebigkeit und Geschwindigkeit erzeugt werden; das ging anfangs, als die Winterknospen austrieben, denn diese verfügten über den Eisenvorrath, den die Wurzeln und Stämme früher aufgespeichert hatten. Als dieser Vorrath aber aufgezehrt war, musste das Eisen aus der Erde aufgenommen werden; das ging offenbar nicht schnell genug und zudem wurde der Weg, den das Eisen in dem leitenden Holz der Aeste zurückzulegen hatte, täglich länger; denn das Eisen musste den sozusagen vorauseilenden Gipfelknospen der Sprosse nachfahren, um dort zur Chlorophyllbildung verwendet zu werden. Bei diesem sonderbaren Wettrennen aber waren offenbar die aufnehmenden und leitenden Organe nicht leistungsfähig genug und so entfalteten sich die Blätter, je höher an den Sprossen, desto reiner weiss. — Dass es sich dabei aber wohl mehr um eine zu spärliche Aufnahme des Eisens aus der Erde, als um eine zu langsame Fortleitung im Holz handelte, dürfte aus dem sehr günstigen Erfolg der nunmehr vorgenommenen Eisendüngung zu entnehmen sein. Die sehr reichliche Eisenzufuhr zu den Wurzeln im Juni und Juli bewirkte nach wenigen Tagen das Ergrünen und in einigen Wochen waren alle, auch die unterdessen neu gebildeten Blätter normal grün.

Auch in den letzten Jahren habe ich immer wieder ähnliche Erfahrungen gemacht: je kräftiger die Holzpflanzen sind und je üppiger sie nach starkem Zurückschneiden im nächsten Frühjahr austreiben, desto sicherer tritt dann die beschriebene Form der Chlorose ein. Jedoch muss bemerkt werden, dass verschiedene Spezies der Holzpflanzen in verschiedenem Grade reagiren, was wohl auf die verschiedene Energie der Wurzelthätigkeit und die verschiedene Leitungsfähigkeit des Holzes zu beziehen wäre. Ulme und Weinstock sind wenig geneigt, nach starker Beschneidung chlorotisch zu werden, *Glycine sinensis* und *Spiraea opulifolia* reagiren ausserordentlich stark.

Die hier vorgetragene Ansicht findet in verschiedenen allgemeinen Wahrnehmungen eine weitere Stütze; vor allem in der Erfahrung, dass die Chlorose auf Wiesen, Feldern und in Wäldern, wo das Wachsthum im Allgemeinen kein sehr üppiges ist, nur spärlich vorkommt, auf unfruchtbarem Boden äusserst selten; bei dem langsamen Wachsthum haben die Wurzeln Zeit genug, den Pflanzen das geringe Quantum Eisen auch aus einem recht eisenarmen Boden zuzuführen. Ganz anders in Gärten, wo man durch alle Mittel der Kunst das Wachsthum zu beschleunigen sucht und wo eben dadurch die oben beschriebene Ursache der Chlorose hervorgerufen wird.

In demselben Sinne deute ich nun auch die wiederholt gemachte Erfahrung, dass die Zahl der chlorotischen Kräuter und Holzpflanzen in regen-



reichen Sommern viel grösser ist, als in solchen mit dauernder Trockenheit; auch im gegenwärtigen regenreichen Sommer (1888) finde ich dies wieder: sowohl im botanischen Garten zu Würzburg, wie in den ausgedehnten, die Stadt umgebenden Parkanlagen machen sich zahlreiche Triebe von perennirenden Wiesenpflanzen (besonders *Convolvulus arvensis*), Sträuchern und Bäumen mit völlig weissen Blättern bemerklich; letztere vorwiegend als Wurzelausschlag an älteren, grün belaubten Bäumen (z. B. Pappeln und Birken). Offenbar bewirkt reichliche Feuchtigkeit des Bodens und der Luft ein rasches Wachsthum der Laubspresse und in Folge dessen einen zu ausgiebigen Bedarf an Eisen zum Ergrünen der neuen Blätter, der eben nicht in entsprechendem Masse befriedigt wird.

Beachtenswerth ist die in solchen Fällen hervortretende Thatsache, dass das Eisen sozusagen an den unteren Seitensprossen grösserer Stämme vorbeiströmt; so möchte ich es nämlich auffassen, wenn der aufsteigende Transpirationsstrom der mächtigen Baumkrone hinreichend Eisen zur Chlorophyllbildung in unzähligen Blättern zuführt, während ein kleiner Sprössling an der Basis des Stammes chlorotische Blätter erzeugt. Aehnliches macht sich auch nach der Eisendüngung chlorotischer Coniferen (z. B. *Abies balsamea* u. a.) bemerklich: haben sämmtliche Frühjahrstriebe aus den Winterknospen der horizontalen Seitenzweige weisse Nadeln produziert und ebenso der Gipfeltrieb des Hauptstammes, so ergrünen dann gewöhnlich zuerst der letztgenannte und die obersten Seitenzweige, später die mittleren und zuletzt die untersten, obgleich man, der Länge des Weges entsprechend, den das Eisen zu nehmen hat, gerade das umgekehrte Verhalten erwarten dürfte.

Auch bei den in Warmhäusern überwinterten Topf- und Kübelpflanzen verschiedenster Art entstehen chlorotische Blätter nicht selten dann, wenn sie im Mai oder Juni in's Freie gestellt werden. Die schon im Gewächshaus in den Knospen angelegten jungen Blätter entfalten sich nun in der warmen Luft, auch wohl in Folge der stärkeren Erwärmung der Wurzeln durch direktes Sonnenlicht, mit besonderer Schnelligkeit, während die besonders an der Innenseite der Töpfe und Kübel dicht gedrängten Wurzeln nicht genug Eisen aufnehmen können. Bei langsam wachsenden Topfpflanzen, wie sie von Privatleuten an Fenstern erzogen werden, und wie ich sie zu wissenschaftlichen Studien seit mehr als 30 Jahren in grosser Zahl kultivirt habe, ist mir kein Fall von Chlorose vorgekommen.

Für die Praxis der Gartenkultur ergiebt sich aus dem Mitgetheilten, dass man gut thun würde, zur Verhinderung der Chlorose Alles zu vermeiden, was ein allzurasses Längenwachsthum der Laubspresse und eine gar zu ausgiebige Blattbildung in kurzer Zeit herbeiführt; verständige Pflanzenzüchter werden am besten wissen, wie das zu erreichen ist. Doch darf nicht vergessen werden, dass auch andere Ursachen der Chlorose vorkommen und dass auf alle Fälle ein reichlicher Vorrath an löslichen Eisensalzen in der

Erde, wenn nöthig ein Ueberschuss derselben, die Chlorose heilt oder von vornherein verhindert.

Wenn ich nunmehr zum Hauptgegenstand dieser Abhandlung, zur Mittheilung meiner Methode der Eisendüngung und ihrer Ergebnisse übergehe, so wird es gut sein, sogleich (was oben schon angedeutet wurde) darauf aufmerksam zu machen, dass es sich bei der Heilung der Chlorose oder bei der Verhinderung ihres Eintretens, nicht darum handeln kann, sehr verdünnte Eisensalzlösungen anzuwenden, wie bei der Ernährung von Versuchspflanzen mit wässrigen Nährstofflösungen im Laboratorium, wo die Wurzeln das Eisensalz direkt aufnehmen können und wo daher ein sehr geringes Quantum genügt und zur Vermeidung einer Vergiftung der Pflanze nicht überschritten werden darf. Einige Milligramme des Eisensalzes (Eisenvitriol oder -chlorid) in einem Liter Wasser aufgelöst genügt, dass eine vorher chlorotisch gewordene Versuchspflanze mit 6—10 Blättern in 3—4 Tagen vollständig ergrünt.

Bei den in Blumentöpfen oder gar im freien Land eingewurzelten Pflanzen aber kommt ein neuer und durchaus massgebender Faktor in Betracht: die sogenannte Absorption des Eisens in dem Vegetationsboden. Ohne auf weitläufige wissenschaftliche Diskussionen eingehen zu wollen, möchte ich für Leser, die nur das praktische Interesse im Auge haben, bemerken, dass gewisse mineralische Nährstoffe der Pflanzen in dem Vegetationsboden in einer Form enthalten sind, die man als den absorbirten Zustand bezeichnet; es betrifft dies besonders das Kali, die Phosphorsäure und das Eisen. In diesem absorbirten Zustand sind diese Stoffe im Boden derart gebunden, dass sie durch Wasser schwer, fast gar nicht aufgelöst werden; dennoch werden sie von den Wurzeln der Pflanzen aufgenommen, weil diese, mit ihren Saugorganen den Bodentheilchen fest anliegend, mit ihren sauren Oberflächen die absorbirten Stoffe auflösen und in den Pflanzenkörper einführen.

In einem solchen Zustand befindet sich nun auch das Eisen, welches die Wurzeln zum Zweck der Chlorophyllbildung in den Blättern aufnehmen müssen. Man kann sich leicht davon überzeugen. Füllt man einen grossen Trichter mit Garten- oder Ackererde, die man zunächst mit Wasser übergiesst, um sich zu überzeugen, dass das durchlaufende Filtrat kein Eisen enthält, so kann man nun eine angemessene Quantität einer hinreichend verdünnten Eisensalzlösung (Chlorid oder Eisenvitriol) aufgiessen, von der man sich vorher überzeugt hat, dass sie mit einem empfindlichen Eisenreagens deutlich reagirt. Untersucht man nun das durch die im Trichter enthaltene Erde gegangene Filtrat, so findet man darin kein Eisen, weil es von der Erde absorbirt worden ist. Besser und sicherer ist es, die fragliche Erde in einen Glasballon zu bringen und dann eine Eisensalzlösung aufzugiessen; nachdem man das Gemenge längere Zeit geschüttelt hat, giesst man den Brei auf das Filter eines Trichters und untersucht nun das durchgelaufene

Wasser. War genug Erde und nicht zu viel Eisensalz gemengt worden, so findet man nun in dem Filtrat keine Spur von dem Eisen, welches in der beigemengten Lösung enthalten war. Es ist, wie man sagt, von der Erde absorbiert worden. In sehr einfacher und verständlicher Form hat man den Vorgang, wenn man etwa 100 g Kreidepulver (kohlensauren Kalk) mit einer wässrigen Lösung von etwa 1 g Eisenvitriol (schwefelsaurem Eisenoxydul  $\text{FeSO}_4 + 7 \text{H}_2\text{O}$ ) schüttelt und dann filtriert. In dem durchgelaufenen Wasser ist keine Spur von Eisen chemisch nachweisbar, weil die Verbindung desselben zersetzt worden ist; es hat sich schwefelsaurer Kalk gebildet, der im Filtrat enthalten ist, und kohlensaures Eisen, welches in dem überschüssigen kohlensauren Kalk (Kreide) sich festgesetzt hat und in „absorbiertem Zustand“ zurückbleibt.

Ganz ähnlich verhält sich nun auch unsere vorwiegend aus kohlensaurem Kalk bestehende Gartenerde, mit der ich nach dem angegebenen Verfahren mehrere Versuche vorgenommen habe, die indessen je nach dem Ort, wo die Erde entnommen war, verschiedene Ergebnisse lieferten, weil bei derartigen Beobachtungen noch sehr verschiedene Faktoren mitwirken. Die hier anzugebenden Zahlen haben daher auch nur den Zweck, dem in diesen Dingen nicht bewanderten Leser eine ungefähre Idee von dem Sachverhalt zu geben; der Vegetationsboden des botanischen Gartens, den ich benutzte, ist sehr kalkreich und humusarm; bei einem sandigen, lehmigen oder sehr humusreichen Boden würde man natürlich andere Zahlen erhalten. So fand ich denn 1885, dass 1000 l Erde von einer Stelle des Gartens das Eisen von 5 kg Eisenvitriol (des käuflichen Salzes) vollständig absorbierten, und ebenso konnten 1000 l Erde derselben Art das Eisen von 24 kg käuflichen Eisenchlorids so absorbieren, dass in dem durchgelaufenen Filtrat keine Spur davon nachzuweisen war. — Bei einigen Versuchen im Frühjahr 1888 mit unserer Gartenerde, von einer anderen Stelle entnommen, fand ich, dass 1000 l (lufttrockener) Erde das Eisen von 9 kg käuflichen Eisenvitriols, d. h. 1,8 kg Eisen absorbierten. Ich muss aber bemerken, dass unsere Gartenerde, die sich dem Aussehen nach von besserer Ackererde hiesiger Gegend nicht sehr unterscheidet, ohnehin schon beträchtliche Mengen von absorbiertem, in Wasser nicht löslichem Eisen enthält, wie man sofort erfährt, wenn man dieselbe mit verdünnter Salz- oder Schwefelsäure extrahiert und den Auszug mit gelbem Blutlaugensalz versetzt; der sehr starke blaue Niederschlag zeigt, dass unser kalkreicher Boden auch reich an Eisen ist. Dass dieses reichliche Quantum von Eisen aber noch lange nicht hinreicht, unsere Gartenerde als mit Eisen absorptiv gesättigt erscheinen zu lassen, zeigen die vorhin genannten Versuche. — Ähnlich, wie im hiesigen botanischen Garten, liegen die Dinge nun gewiss in den meisten Gärten: die Erde enthält absorbierte Eisenverbindungen, weit mehr als die Pflanzen bei normalem langsamen Wachstum brauchen; aber dennoch können sie chlorotisch werden,



weil die sich entfaltenden Blätter zu wenig oder gar kein Eisen zur Chlorophyllbildung erhalten; und ebenso steht fest, dass ein reichlicher Eisenzusatz zu der Erde, der aber selbst noch nicht hinreicht, dieselbe absorptiv zu sättigen, es bewirkt, dass die chlorotisch gewordenen Pflanzen nach kurzer Zeit oder im nächsten Jahre Chlorophyll in ihren Blättern bilden. Es liegt in dieser Thatsache, wie aus allem bisher Gesagten folgt, etwas bisher Unklärliches, was aber Niemanden davon abhalten wird, die Eisendüngung als Remedium gegen die Chlorose zu verwenden. Auch die Chlorose des menschlichen Körpers kann ja durch reichlichere Eisenzufuhr geheilt werden, obgleich dieselben Personen in ihrer Nahrung ebenso viel Eisen aufnehmen, wie die nicht chlorotischen. In beiden Fällen handelt es sich also darum, dem kranken Organismus einen Ueberhuss von Eisen darzubieten.

Als ich nun vor mehreren Jahren bemerkte, dass das Aufgiessen von dünnen Eisenvitriollösungen (etwa 1 : 100) auf die Erde der Topfpflanzen und im freien Land keinen merklichen, oder doch keinen ausreichenden Erfolg gegen die Chlorose ergab, sagte ich mir, dass dies wohl nur daran liegen könne, dass die kleineren in der Lösung enthaltenen Eisenmengen von den direkt getroffenen Erdschichten sofort absorbiert werden und gar nicht bis zu den tieferen Saugwurzeln vordringen können. Andererseits aber musste ich beachten, dass grössere Quantitäten starker Eisenlösungen leicht schädlich wirken könnten, wenn sie bis zu den Saugwurzeln vordringen und diese plötzlich umspülen. So verfiel ich auf das Auskunftsmittel, das Eisensalz in theils gröberen, theils feineren Körnern der Erde in der Nähe der Wurzeln einzuverleiben. Es kam darauf an, dem von den Wurzeln durchwachsenen Bodenraum ein sehr reichliches Quantum Eisensalz darzubieten und womöglich so, dass die Wurzeln nicht etwa von einer konzentrierten Lösung getroffen würden; vielmehr sollte das Eisensalz sich langsam in der Erde selbst auflösen, die der ehemischen Beschaffenheit der Erde entsprechenden Zersetzungen erfahren, so dass eine daraus resultirende Eisenverbindung im „absorbirten“ Zustand im Boden sich vertheilt, um dann von den fortwachsenden Wurzeln aufgelöst zu werden. — Durch das Aufgiessen einer grossen Menge verdünnter Eisenlösung auf die Erde rings um die Pflanze herum würde man dies nicht mit Sicherheit erreichen, weil die noch nicht absorptiv gesättigten oberen Erdschichten das geringe Quantum des Eisens festhalten würden, so dass den tiefer liegenden Wurzeln nichts davon zugeführt würde.

Die Wurzeln eines 5—6jährigen Baumes, etwa einer Robinie, Edelkastanie, Ulme, eines grossen Strauches von *Spiraea opulifolia*, einer Tanne oder Kiefer durchwachsen nun nach meinen allerdings nur gelegentlichen Erfahrungen den Erdraum von mindestens 1 cbm, der im hiesigen Garten das Eisen von 5—9 kg Eisenvitriol vollständig absorbiren kann, so dass das Eisen im Bodenwasser nicht mehr löslich ist, also von den Wurzeln

selbst erst aufgelöst werden muss. — Man könnte also ohne Gefahr einer Eisenvergiftung des Baumes oder Strauches dem Kubikmeter Erde 5—9 kg Eisenvitriol beimengen. Bei älteren Bäumen und Sträuchern, wo die Wurzeln ein Bodenvolumen von 5—10 und mehr Kubikmetern durchwachsen, wäre selbst eine Düngung mit 25—90 kg Eisenvitriol kaum gefährlich.

Nun ist aber zu bedenken, dass man das grobkörnige Eisensalz doch nur bis zu einer Tiefe von 20—40 cm in den zwischen den Wurzeln aufgehackten Boden einbringen kann, dass zunächst nur die benachbarten Schichten sich absorptiv damit sättigen und dass die gerade in Tiefen von 20—50 cm entwickelten Wurzeln es vorwiegend sind, welche bei grossen Pflanzen die Nahrungsaufnahme besorgen, wenn auch unter Umständen die bis 1—2 m tiefgehenden von grosser Bedeutung für den Baum sein können. Es ist also offenbar nicht nöthig, um etwa eingetretene Chlorose zu beseitigen, dass der ganze von Wurzeln oecupirte Bodenraum mit Eisen gedüngt werde, wenn nur diejenige Erdschicht es ist, wo die grosse Mehrzahl der Saugwurzeln sich entwickelt. Nehmen diese reichlich Eisen auf, so wird das Quantum für die ganze Pflanze genügen. Statt also 5—9 kg pro Kubikmeter Eisenvitriol einzubringen, werden auch 2—3 kg genügen oder selbst noch weniger, und die Erfahrung bestätigt durchaus diese Erwägung, was sowohl wegen Arbeitskosten, wie wegen des Preises des Eisensalzes nicht ohne praktische Bedeutung ist, wenn man 50—100 Bäume und Sträucher von der Chlorose heilen will.

Eine grössere Schwierigkeit erwächst bei der praktischen Ausübung der Eisendüngung aus der Thatsache, dass die in einer Tiefe von 20—50 cm wachsenden Saugwurzeln einer älteren Holzpflanze bis zu 2, selbst 3 und 4 m und mehr von der Stammbasis sich entfernen und dass gerade diese kräftig wachsenden, weit ausstreichenden Wurzeln für die Eisenaufnahme wohl die geeignetsten wären. Es ist aber in einem Garten kaum ausführbar, den Boden um den Stamm eines Baumes oder um das Centrum eines Strauches im Umkreis eines Radius von 2—4 m aufzuhacken und das Eisen einzubringen. Die benachbarten Pflanzen, besonders auch der Rasen würden dabei beschädigt, die Schönheit und Ordnung der Pflanzengruppen vernichtet werden.

Meine Erfahrungen lassen keinen Zweifel, dass hier eines der wesentlichsten Hindernisse für befriedigende Ergebnisse der Eisendüngung bei älteren chlorotischen Holzpflanzen liegt. Man muss sich im Garten meist darauf beschränken, das Eisen in einer Entfernung von  $\frac{1}{2}$ —1 m um den Baumstamm einzubringen und bei älteren Bäumen ist dies offenbar nicht hinreichend; in dieser meist nöthigen Einschränkung liegt die Hauptursache, wenn es nicht gelingt, ältere Bäume schon im 1. oder 2. Jahre nach der Eisendüngung völlig von der Chlorose geheilt zu sehen.

In Erwägung dieser Sachlage und nachdem ich mancherlei minder

zweckmässige Methoden aufgegeben, lasse ich nun bei Sträuchern und Bäumen im freien Land je nach dem Alter derselben in 50—100 cm Entfernung (Radius) vom Stammgrund einen kreisrunden Graben von 20—30 cm Breite und Tiefe auswerfen oder aber den Boden zwischen den dickeren Wurzeln centrifugal vom Stamm ausstrahlend mit der Hacke tief aufreissen, zum Theil auswerfen und, wenn das Erdreich zu trocken ist, so viel Wasser nachgiessen, dass die entblössten und tiefer liegenden Bodenschichten und Wurzeln gut durchtränkt werden. — Alsdann wird der käufliche Eisenvitriol so wie er eben ist, oder nachdem die grössten Stücke zerschlagen worden sind, eingestreut; je nach der Grösse des Baumes, also auch des gemachten Kreisgrabens oder der aufgehackten radiären Bodenlockerungen zwischen den ausstrahlenden Wurzeln verwende ich nun nach Gutdünken 2—3, auch wohl 6—8 kg Eisenvitriol auf einen Baum oder Strauch. Das Eisensalz besteht nun zum Theil aus feinem Pulver, zum grösseren Theil aus etwa erbsengrossen Körnern und endlich aus Stücken von Haselnuss- bis Wallnussgrösse. Die eingestreute Salzmasse wird mittels der Hacke mit der unterliegenden Erdschicht gemischt, dann nach und nach die ausgeworfene Erde hereingezogen und wieder mit dem Salz gemischt und so fort, bis die ausgeworfene Erde wieder eingefüllt, so viel als möglich mit dem Eisen gleichmässig gemischt und eingeebnet ist. Schliesslich wird nun reichlich bewässert, entweder 6—10 grosse Giesskannen (100—150 l Wasser) aufgegossen oder, wenn man es haben kann, der Schlauch der Wasserleitung auf einige Minuten angelegt.

So löst sich nun das feinere Pulver des Eisenvitriols sofort auf und wird die Lösung von dem rasch nachströmenden Wasser in die tieferen Erdschichten geführt, bevor das Eisen in den oberen ganz absorbiert wird. Die grossen Körner lösen sich erst in den späteren Tagen, wenn es regnet oder gegossen wird, langsam auf, so dass die ihnen benachbarten Erdtheile sich absorptiv mit Eisen sättigen. Die grössten Eisenvitriolstücke endlich findet man im Herbst, oder im nächsten Jahre noch an Ort und Stelle, wo sie eben hingefallen waren, aber in eine rostbraune, weiche, teigige Masse, in Ocker, verwandelt.

Der durch diese Düngung eingeleitete Prozess besteht nun im Wesentlichen offenbar darin, dass die Auflösung des Eisenvitriols, je nach der Grösse der Körner und Stücke, auf längere Zeit vertheilt wird; künstliche Bewässerung oder Regen bringen nach und nach die Auflösung der gröberen Körner zu Stande, die ihnen benachbarten Bodentheile absorbiren die jedesmal gelösten Eisentheile; an den Stellen, wo zufällig grosse Eisenvitriolstücke liegen, bildet sich Ocker. Für die Pflanze ist der Vorgang also ein ganz wesentlich anderer, als wenn man eine im Laboratorium in wässrigen Nährstofflösungen erzogene Pflanze mit ihren Wurzeln in eine verdünnte Eisenlösung setzt; hier kann sie dieselbe unmittelbar aufnehmen; bei unserer Eisendüngung dagegen



kommt es darauf an, dass der von den Wurzeln durchwachsene Boden das Eisen reichlich absorbiert, d. h. in Form von kohlelsaurem (gelegentlich wohl auch von phosphorsaurem) Eisen an den Oberflächen der Erdpartikel niederschlägt und festhält. Unser Düngungsverfahren hat also nicht die Absicht, die Wurzeln der chlorotischen Pflanzen mit einer Eisenzulösung zu überschwemmen, sondern vielmehr die Bodentheilechen mit einem feinen Ueberzug niedergeschlagener Eisenverbindungen zu versehen. — Dieses geschieht aber bei unserem Verfahren keineswegs überall im Boden gleichmässig, was auch gar nicht nöthig ist.

Die nach der Eisendüngung neugebildeten und die schon vorhandenen sich noch verlängernden dünnen (meist haarfeinen) Saugwurzeln wachsen nun in diese mit „absorbiertem“ Eisen versehenen Bodenschichten und Bodenbrocken hinein, sie bilden hier, fortwachsend, täglich neue Wurzelhaare, die sich den mit Eisenniederschlag bedeckten Bodentheilechen dicht anlegen und mit ihrer sauren Oberfläche denselben auflösen und aufsaugen.

Der Erfolg unserer Eisendüngung hängt also bei den Freilandpflanzen vorwiegend davon ab, dass von den unzähligen feinen Saugwurzeln womöglich recht zahlreiche in die mit absorbiertem Eisen versehenen Bodentheile eindringen, um mit ihren sauren Wurzelhaaren das Eisen aufzulösen und in die Pflanze einzuführen. Diejenigen Leser, denen die hier ange deutete Thätigkeit der Wurzeln in der Erde nicht hinreichend bekannt sein sollte, darf ich auf das in meinen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ Gesagte verweisen.

Etwas einfacher dürfte der Vorgang bei den in Töpfen und Kübeln eingewurzelten (meist exotischen und oft tropischen) Kulturpflanzen nach der Eisendüngung sich gestalten. Bei älteren derartigen Pflanzen findet man, wenn sie „ausgetopft“ werden, die grösste Masse der saftigen, lebens thätigen Wurzeln an der Innenseite des Topfes oder Kübels angepresst, oft plattgedrückt und nicht selten eine ununterbrochene Schicht bildend; diese Wurzeln sind gar nicht von Erde umgeben, höchstens nach innen hin in Berührung mit dieser. Dass da die Aufnahme von mineralischen Nährstoffen eine sehr erschwerte ist, leuchtet ein. Es sind wohl vorwiegend die im Wasser enthaltenen Salze, welche bei dem täglichen Begiessen über die Wurzeloberflächen strömen, die den geringen Nährstoffbedarf der im Topf oder Kübel wachsenden Pflanze decken; das Eisen mag bei Topfpflanzen wohl vorwiegend aus den Wandungen des Blumentopfes stammen, dessen rothe oder braune Farbe ja eben von Eisen in der Thonmasse des Topfes herrührt. — Die Beachtung dieser Umstände ergibt aber auch, dass bei Topf- und Kübelpflanzen das wiederholte, reichliche Begiessen mit verdünnten Eisenzulösungen ein rasches Ergrünen der chlorotischen Blätter bewirkt, was bei Freilandpflanzen nicht geschieht. Die aufgegos sene verdünnte Eisenzulösung läuft eben rasch zwischen dem dichten Wurzelgeflecht hinab

und kommt, ohne vorher von der Erde absorbirt zu sein, mit den sehr ausgedehnten Wurzeloberflächen in Berührung, die nun einen Theil davon aufnehmen. Aber deshalb darf man auch nur verdünnte Eisenlösungen benutzen. — Bei grossen Töpfen und Kübeln kann man aber, wie ich mich vielfach überzeugt habe, dasselbe Verfahren anwenden, wie bei Freilandpflanzen; die obere Erdschicht in dem Gefäss wird gelockert oder abgetragen, das grobkörnige Eisensalz aufgestreut, und zwar in recht reichlicher Menge (etwa eine Handvoll auf einen Topf von 2—3 l) dann mit Erde bedeckt und nun das tägliche Begiessen bei den ins Freie gestellten Topfpflanzen in gewohnter Weise fortgesetzt. Die Wirkung ist bei Topfpflanzen meist eine überraschend günstige und sichere: oft ergrünen die chlorotischen Blätter grosser Topfpflanzen schon nach 5—6 Tagen, jedenfalls nach 8—10 Tagen, wenn sie im Mai oder Juni gedüngt worden sind und die chlorotischen Blätter überhaupt noch im Stande sind zu ergrünen; jedenfalls kommen dann im Winter oder nächsten Frühjahr grüne Blätter. Man darf eben niemals vergessen, dass die chlorotischen Blätter in sehr kurzer Zeit nach ihrer Entfaltung die Fähigkeit grün zu werden verlieren und dass dann die scheinbar unwirksame Eisendüngung ihre günstige Wirkung erst dadurch zu erkennen giebt, dass die später neu auftretenden Blätter grün aus den Knospen kommen.

Das wäre nun also Alles, was ich im Allgemeinen über die Wirkung der Eisendüngung bei chlorotischen Pflanzen zu sagen habe, insofern es sich um die praktische Pflanzenkultur handelt.

Wenn ich nun zum Schluss eine Anzahl von Beispielen vorführe, so geschieht es, weil dabei noch manches Wissenswerthe zu erwähnen ist, was sich in allgemeiner Betrachtung nicht wohl anbringen liess, und weil durch diese Beispiele das allgemein und abstrakt Gesagte anschaulicher wird; auch könnte wohl mancher Pflanzenzüchter dieses oder jenes Beispiel direkt für sich verwerthen. Uebrigens sind diese Beispiele nur unter vielen anderen mit Eisen behandelten chlorotischen Pflanzen ausgewählt; es sind solche, über welche ich speziellere Notizen gemacht habe.

## I. Holzpflanzen im freien Land.

1. *Quercus*arten. Ein junges Bäumchen von *Q. dentata*, etwa 1 m hoch, war wegen formlosen Wuchses im Winter zu 1884 stark beschnitten worden und brachte im Sommer fast ausschliesslich hellgrüne und weisse Blätter. Das Aufgiessen von sehr verdünnter Eisenlösung gab kein Resultat, wohl aber wurden die Blätter nach wenigen Tagen grün, als ich noch verdünntere Eisenchloridlösung (etwa 1 auf 1000) auf die chlorotischen Blätter pinseln liess. Im Frühjahr 1885 aber kamen wieder halb und ganz chlorotische Triebe; als Anfangs Juni die beschriebene Eisenvitrioldüngung reichlich

angewendet war, wurden die noch jungen weissen Blätter grün in 5—6 Tagen. Seitdem ist das Bäumchen kräftig herangewachsen und seine auffallend grossen Blätter zeichnen sich durch besonders dunkelgrüne Färbung aus.

Ich habe überhaupt vielfach wahrgenommen, dass die reichliche Düngung mit Eisenvitriol nicht nur das Ergrünen, sondern auch einen besonders üppigen Wuchs hervorruft, was wohl auf die chemischen Zersetzungen zu schieben ist, die durch die Zerlegung des Eisensalzes im Boden (z. B. die Bildung von schwefelsaurem Kalk aus kohlensaurem) veranlasst wird; wahrscheinlich ist dabei aber auch die sehr kräftige Assimilation bei der durch das Eisen gesteigerten Chlorophyllbildung von Bedeutung.

Eine grössere Zahl anderer junger Eichen, *Q. robur*, *palustris*, von 3—4 m Höhe, die, nachdem sie vor 2—3 Jahren erst gesetzt waren, neben allgemeiner Kränklichkeit auch theilweise chlorotisch wurden, sind nach reichlicher Eisendüngung ebenfalls ergrünt und gekräftigt.

2. *Spiraea*-Arten. Unter diesen war ein sehr üppig wachsender Strauch von *Sp. opulifolia*, nachdem derselbe im Winter zu 1883 sehr stark zurückgeschnitten worden, im Frühjahr 1884 in geradezu bedenklichem Grade chlorotisch geworden; auf die ersten grünen Blätter der mit enormer Kraft wachsenden neuen Triebe folgten bald sehr zahlreiche weisse Blätter, die nach der im Juni vorgenommenen sehr reichlichen Eisendüngung nur noch theilweise ergrünt. Im zeitigen Frühjahr 1885 wurde nochmals Eisenvitriol gegeben, worauf die neuen Jahrestriebe ganz grüne Blätter brachten, obgleich sie sehr schnell in die Länge wuchsen und in 6—7 Wochen 2 bis 2,5 m lang wurden. In den letzten drei Sommern ist der Strauch nicht nur ganz grün, sondern auch sehr üppig. (Ebenso noch 1892. Zusatz.)

Von anderen *Spiraeen* erwähne ich nur kleine Sträucher von *Sp. salicifolia* und *Sp. Douglasii*, welche im Frühjahr 1888 sehr hellgrüne Blätter brachten, am 2. Juli erst gedüngt wurden und am 19. Juli völlig ergrünt waren. Ein kleiner Strauch von *Sp. carpinifolia* hatte am 2. Juli ganz weisse Blätter, die aber am 19. normal grün gefunden wurden. In allen diesen Fällen war die Wirkung wohl schon früher eingetreten, dieselbe konnte aber nicht früher beobachtet werden.

Bei einer auf derselben *Spiraeenabtheilung* des Gartens stehenden *Exochorda grandiflora*, die im Winter zu 1885 sehr ausgiebig zurückgeschnitten war, zeigten sich die ersten Anzeichen der Chlorose erst 1887. Gedüngt wurde sie erst im Juni 1888, als fast alle sehr langen Jahrestriebe nahezu ganz chlorotisch waren. Ein grosser Theil der jüngeren Blätter ergrünt bis Mitte August, andere sind noch Ende August weiss, z. Th. weil sie schon zu alt waren, z. Th. weil die Eisendüngung nicht allseitig und tief genug an die aus der Erde getrennt hervortretenden Hauptäste des Strauches gebracht werden konnte.



3. Besondere Erwähnung verdient ein junger Baum von *Castanea vesca*. Ein älteres gesundes Exemplar war in dem kalten Winter 1879 zu 80 bis an die Bodenfläche erfroren. Nachdem der Stamm abgesägt war, kamen im folgenden Frühjahr zahlreiche Triebe aus dem Wurzelstock, von denen nach und nach alle bis auf einen entfernt wurden. Dieser wurde anfangs mehr in Strauchform, dann aber durch Zurückschneiden im Frühjahr 1885 als Hochstamm behandelt. Dieser kräftige Eingriff bewirkte, dass der Baum im Frühjahr 1886 chlorotisch wurde; auf wenige grüne Blätter jedes Jahrestriebes folgten chlorotische, was aber, weil die Rippen und dünneren Blattnerven grün waren, erst bemerkt wurde, als Ende Juni die Blätter sich ganz flach entfalteten. Die erst im Juli vorgenommene Eisendüngung kam zu spät, nur die jüngsten Blätter ergrünten noch theilweise, die älteren chlorotischen verdarben im Juli und August, indem die Blattränder und die zwischen den seitlichen Rippen liegenden Partien der dünnen Blattlamelle sich bräunten und vertrockneten. — Auch im Frühjahr 1887 litten die neuen Triebe wieder an Chlorose; offenbar war der zur Düngung gemachte kreisförmige Graben zu klein, sodass die unter ihm weiter hinstreichenden Saugwurzeln kein oder zu wenig Eisen bekamen. — Am 20. Mai 1888 endlich wurde der neu angelegte Graben grösser hergestellt und nun war die Wirkung eine günstigere bei 3 kg Eisenvitriol. Die Mehrzahl der Blätter war auch diesmal noch theilweise, selbst ganz chlorotisch ausgetrieben; aber am 15. Juni machten sie in Folge der Düngung alle den Eindruck normaler grüner Blätter; nur ein, dem Hauptweg des Gartens zugekehrter grösserer Ast blieb theilweise chlorotisch; offenbar hatten die ihm entsprechenden Wurzeln kein oder zu wenig Eisen bekommen, da sie sich unter der Steinlage des Weges ausbreiten mussten, auch bei der Anlage desselben (1885) vielfach beschädigt worden waren. Die kurz nach der Eisendüngung ergrüntten Blätter dieses Astes erwiesen sich nachher aber doch noch krank; die Blattränder und die zwischen den primären Seitenrippen liegenden Theile der dünnen Blattlamelle wurden Anfang August braun und trocken, nur die Rippen und die ihnen benachbarten Streifen der Blattlamelle blieben grün. Abgesehen von diesem Aste ist die gesammte Baumkrone auch im September noch dunkelgrün und gesund.

4. Ein junger Hochstamm von *Magnolia tripetala*, circa 2,5 m hoch und 3—4 cm dick, war 1887 chlorotisch geworden, was ich leider erst im Juli bemerkte. Sämmtliche 40—50 Blätter waren völlig entfaltet, flach, 25—35 cm lang und 15—20 cm breit; nicht rein weiss, sondern hellgelblich, die Rippen mit einem Stich in's Grüne; sämmtlich saftig und anscheinend ganz gesund. Ich liess sofort die Eisendüngung besorgen, der Erfolg war aber gering, nur äusserst langsam im Verlauf des Juli und August trat eine Spur von grüner Färbung auf, die man aber nur aus grösserer Entfernung wahrnahm. Die Blätter blieben übrigens saftig bis zum Herbst

und fielen in normaler Weise ab. Im Mai 1888 kamen die neuen Blätter wieder sämmtlich chlorotisch, beinahe weiss, aber mit deutlich grüner Nervatur. Als sie am 20. Mai ausgewachsen waren, wurde von Neum mit Eisen gedüngt, der Kreisgraben erweitert. Am 15. Juni (nach 26 Tagen) hatten sämmtliche Blätter eine fast normal grüne Färbung, die aber selbst Ende August noch etwas heller war, als bei ganz normalen. Offenbar war auch hier der Kreisgraben bei etwa 60—70 cm Radius noch zu klein.

Nebenbei sei bemerkt, dass die ganz gleichmässige Chlorose aller Blätter dieser Magnolie aus der Sprossbildung derselben zu erklären ist. Während bei den *Spiraeen* und in minderen Grade auch bei *Castanea* die aus den Winterknospen kommenden Jahrestriebe je eine grössere Zahl von Blättern an einer Sprossachse bilden und dem entsprechend die zuerst entfalteten gewöhnlich grün, die folgenden theilweise, die späteren aber ganz chlorotisch sind, trägt dagegen jeder kleinere Spross der Magnolie nur 3—4 Blätter dicht über einander, die schon sämmtlich in der Winterknospe angelegt sind und sich beinahe wie gleichalterige Blätter verhalten. Der Eisenmangel trifft daher die wenigen Blätter einer Sprossachse gleichmässig. Bei den genannten Eichen verhält sich die Sache ähnlich.

Ein Strauch von *Magnolia Yulan*, etwa mannshoch, mit einigen hundert Blättern, war 1887 ebenfalls fast ganz chlorotisch, wurde mit jener anderen gleichzeitig gedüngt und ergrünte z. Th. schon im selben Sommer; im Frühjahr 1888 entstanden nur grüne und zwar ganz normal dunkelgrüne Blätter, so dass Niemand errathen hätte, der Strauch sei 1887 fast ganz chlorotisch gewesen.

Ganz ähnlich wie diese Pflanze verhielt sich ein Exemplar der Schlingpflanze *Schizandra sinensis*.

5. *Celastrus orixa*. Drei, circa 60—80 cm hohe, breit und vielfach verzweigte Sträucher zeigten schon seit 5—6 Jahren ein nicht ganz erklärliches Verhalten. Sie brachten in jedem Frühjahr grüne, meist hellgrüne Blätter, die dann Ende Juni und im Juli völlig weiss wurden. Ich hielt dies längere Zeit für eine Zerstörung des Chlorophylls durch intensives Sonnenlicht, dem diese Pflanzen ausgesetzt waren. — Indess liess ich sie 1887, als sie wieder weisse Blätter hatten, mit Eisen düngen und war überrascht, zu sehen, dass diese theilweise oder sogar ganz ergrünt, was ich, aus dem eben genannten Grunde, gar nicht erwartet hatte; die Sträucher waren also wirklich chlorotisch. Anfang Juni 1888 wurden sie nochmals reichlicher mit Eisen gedüngt und Mitte Juli (nach 6 Wochen) waren die Blätter von einem dunkel, von einem zweiten hellgrün; die des dritten Strauches waren noch weiss und blieben es auch später. Vielleicht hatte der Arbeiter diesen dritten Strauch nicht oder unzweckmässig gedüngt, was ich später nicht entscheiden konnte. 1892 sind diese Sträucher grün.

6. Vier, ungefähr 1,5 m hohe, reich belaubte, aber durch sehr ausgiebiges Zurückschneiden vor zwei Jahren zu übermässig üppigem Wachsthum veranlasste Sträucher von *Chionanthus virginiana* (Oleaceen) wurden im Frühjahr 1888 theilweise chlorotisch, die Blätter nicht ganz weiss, sondern hellgrün. Anfangs Juni mit Eisenvitriol gedüngt, waren sie nach 5—6 Wochen vollkommen normal grün.

7. Ein vier- oder fünfjähriges, etwa 1,5 m hohes Bäumchen von *Carya olivaeformis* verhielt sich ebenso wie No. 6.

8. *Robinia pseudacacia*. Nach dem oben Gesagten kann es nicht auffallen, dass gerade dieser vielverbreitete und wenig anspruchsvolle Baum recht häufig chlorotisch wird. Besonders nach kräftigem Zurückschneiden und Lichten der Krone erscheinen Jahrestriebe von 3—4 m Länge, die sie in 80—100 Tagen erreichen. Indessen beschränkt sich die Chlorose der sehr zahlreichen, an einer so langen Sprossachse sitzenden Blätter meist darauf, dass die von den Rippen und stärkeren Nerven entfernteren Theile der dünnen Blattlamelle sehr hellgrün oder auch weiss werden, wogegen jene intensiv grün sind. Bemerkt man die Chlorose in diesem Anfangszustand, was auch von vielen anderen Holzpflanzen gilt, so ist sie durch Eisendüngung in demselben Sommer und Herbst, oder im zeitigen Frühjahr der folgenden Vegetationsperiode gewöhnlich sofort heilbar. So war es z. B. bei einem circa 5 m hohen dreijährigen Bäumchen, welches 1888 Ende Juni mit Eisen versehen wurde und binnen 4—5 Tagen schon deutliches Ergrünen erkennen liess, welches in 10—14 Tagen zu voller, normaler Chlorophyllfarbe fortschritt.

Man kann aber auch üble Erfahrungen machen. Ich führe ein Beispiel nur deshalb an, weil Jemand, der die Eisendüngung zuerst anwendet und einen so schlimmen Erfolg sieht, leicht abgeschreckt werden könnte. — Da hatte ich vor circa 12 Jahren eine Robinie an eine Stelle pflanzen lassen, von der ich nicht wusste, wie es im Untergrund aussieht. Der Baum wuchs einige Jahre recht kräftig und hatte normal grüne Blätter. Vor fünf Jahren fing ein grosser Ast an, theilweise chlorotisch zu werden; im folgenden Jahre waren seine Blätter ganz weiss, mit einem Stich in's Gelbe. Ich liess diesen Theil der Baumkrone mit sehr verdünnter Eisenvitriollösung aus einer Druckpumpe bespritzen, worauf nach wenigen Tagen die meisten chlorotischen Blätter ergrünten, die meisten freilich nur theilweise, wie immer in solchen Fällen, wo einzelne Tropfen der Eisenlösung auf den Blattoberflächen hängen bleiben. Zunächst war damit aber die Chlorose als solche konstatirt. — Im folgenden Jahre liess ich einen Graben von 2 m Radius um den Stamm herum machen; es wurden 5—6 kg Eisenvitriol eingestreut, auch einige Kilogramm Kalisalpeter, um den zur Bildung der Chlorophyllkörner nöthigen Stickstoffgehalt zu erhöhen, und dann wurden etwa 2—3000 l Wasser zugeleitet. — Der Erfolg war miserabel; die Blätter des chlorotischen Astes



wurden ein wenig hellgrün, aber die der anderen Aeste nahmen auch nur sehr hellgrüne Färbung an. Als 1887 der Baum wieder, und zwar diesmal in erhöhtem Masse chlorotisch war, wurde 2—3 m vom Stamme entfernt ein breiter und tiefer Graben ausgeworfen, wobei sich ergab, dass die Wurzeln sich auf einem alten unterirdischen Gemäuer verbreiteten, welches sie an ihrer Funktion wesentlich hindern musste. Es wurde abermals ein Quantum von 10 kg Eisen eingeworfen, Wasser in grosser Menge eingeleitet und der Graben zugedeckt. Es trat kein Erfolg ein und im Jahre 1888 sind nun alle Blätter des Baumes hell gelblich weiss, kein einziges mehr grün, trotz wiederholter Eisendüngung.

Wollte man nun etwa glauben, die Krankheit des Baumes sei gar nicht durch Eisen heilbar, so widerspricht dem die Thatsache, dass in einem früheren Jahre die mit Eisen bespritzten Blätter ergrüneten. Der ungünstige Verlauf der Krankheit kann wohl nur dadurch erklärt werden, dass die jungen Saugwurzeln der Robinie von dem zugesetzten Eisensalz gar nicht erreicht wurden, weil sie durch das unterirdische Mauerwerk gezwungen waren, sich in Spalten zu verkriechen und ganz andere Richtungen einzuschlagen, als wenn sie in gewöhnlichem Grund gewachsen wären. Auch mochte durch die erwähnte steinige Beschaffenheit des Untergrundes die Wurzelbildung selbst sehr beschränkt sein und zugleich die Aufnahme der übrigen Nahrungssalze in zu geringer Menge stattgefunden haben. Das Misslingen der Eisenkur darf also nicht etwa so gedeutet werden, als ob dieselbe der Chlorose gegenüber an sich unsicher wäre; das Ergrünen der mit Eisenlösung bespritzten Blätter zeigte ja die Unrichtigkeit dieser Folgerung. — Dagegen wäre es wohl möglich, dass das den aufsteigenden Transpirationsstrom leitende Holzgewebe funktionsunfähig geworden wäre; das 1886 vorgenommene Absägen eines chlorotischen Astes aus der Baumkrone ergab, dass ein mit Fäulnisstoffen erfüllter Kanal in den Stamm hinabliief, was aber nicht weiter untersucht werden konnte.

9. *Abies*-Arten. Unter diesen ist das Verhalten von drei Exemplaren der *Abies balsamea* von Interesse. Diese brachten im Frühjahr 1887 an den aus den Winterknospen entwickelten Trieben nur weisse Nadeln; es war an ihnen keine Spur von Grün zu sehen. — Die drei Bäume wurden Anfang Juni mit Kreisgräben von circa 80—100 cm Radius versehen und erhielten eine aus je etwa 2 kg Eisenvitriol bestehende Düngung, mit sehr ausgiebiger Bewässerung aus dem Leitungsschlauch. — Die beiden kleineren Bäumchen, nicht ganz mannshoch, bis auf die neuen weissen Jahrestriebe auch recht gesund aussehend, zeigten nach wenigen Tagen schon ein deutliches Ergrünen der weissen Nadeln, die nach wenigen Wochen so normal wurden, dass von ihrer früheren Chlorose gar keine Spur mehr übrig war, und so blieben auch die neuen Triebe 1888.

Ganz anders verhielt sich ein grösseres, 4—5 m hohes Exemplar der-

selben Spezies, welches neben den vorigen wuchs. Dieser Baum war schon 1886 durch sein gar zu mageres Wesen aufgefallen und im Frühjahr 1887 kamen alle Triebe aus den Winterknospen mit schneeweissen Nadeln, was ich erst Mitte Juni bemerkte. Die sofort in einem Kreisgraben von circa 1 m Radius vorgenommene reichliche Düngung mit Eisenvitriol bewirkte in den nächsten Wochen ein langsam fortschreitendes Ergrünen der weissen Nadeln, vom Gipfel des Hauptstammes nach unten hin fortschreitend; doch war erst im Herbst die grüne Färbung zu einer normalen geworden. — Der ganze Baum hatte im Frühjahr 1888, infolge der gestörten Assimilation, einen recht struppig mageren Habitus und zu meiner Verwunderung kamen im Mai die kleinen, schwachen Jahrestriebe aus den Winterknospen wieder mit völlig weissen Nadeln zum Vorschein, obgleich die Eisendüngung im Vorjahre, wenn auch schwach, doch günstig gewirkt hatte. Ende Mai notirte ich diese Thatsache und am 16. Juni waren die diesjährigen Nadeln noch weiss. Als ich am 19. Juni, also nur drei Tage später wieder nachsah, fand ich dieselben deutlich ergrünt an den unteren und einigen oberen horizontalen Aesten, später auch am Gipfel des Stammes; einige der Anfangs ganz chlorotischen Triebe waren plötzlich sattgrün geworden, viele andere allerdings noch weiss oder hellgrün. Dieses nachträgliche Ergrünen der chlorotisch ausgetriebenen Jahreszuwachse kann ich mir kaum anders als durch die Annahme erklären, dass die neuen und weiter wachsenden Saugwurzeln im Frühjahr die mit Eisen versehenen Bodentheile noch nicht getroffen hatten, dass sie aber wahrscheinlich bei weiterem Wachsthum in die vom vorigen Sommer her absorptiv mit Eisen gesättigten Bodenschichten eingedrungen waren. — Aehnliche Erscheinungen, wo die anfangs ganz chlorotischen Blätter auch ohne Düngung mit Eisen, später grün werden, habe ich auch sonst gelegentlich beobachtet und durch die Annahme erklärt, dass die fortwachsenden und neu entstehenden Wurzeln zufällig auf Bodentheile treffen, die reicher an aufnehmbarem Eisen sind. Aber auch ohne diesen günstigen Zufall wäre denkbar, dass die Saugwurzeln Zeit gefunden haben, die kleinen Eisenmengen aufzusammeln, die zum nachträglichen Ergrünen der anfangs chlorotischen Blätter rasch gewachsener Sprosse hinreichen. Zum Verständniss dieser Erscheinungen muss ich allerdings auf meine schon 1865 dargelegte (und später immer wieder in meinem Lehrbuch und meinen „Vorlesungen“ wiederholte) Theorie von dem Verhalten der Wurzelhaare im Boden verweisen. Wer ohne Kenntniss dieser Theorie, glaubt die Wurzeln seien in der Erde von einer (überhaupt unmöglichen) Nährstofflösung „unspült“, wird Erscheinungen der oben beschriebenen Art unerklärlich finden.

Um aber nochmals auf unsere *Abies balsamea* zurückzukommen, so liess ich dieselbe am 19. Juni 1888 nochmals in einem neuen grösseren Graben mit Eisen düngen, worauf sämtliche Jahrestriebe bis Ende August vollständig ergrünt. Ob jedoch der Baum, der also schon drei Jahre lang

gelitten hat und durch die nicht rechtzeitig geheilte Chlorose zu spät wieder einer besseren Ernährung fähig geworden ist, seine Entkräftung überwinden und in den nächsten Jahren gedeihen wird, ist noch fraglich.

Von anderen Abiesarten erwähne ich noch folgende von 1—1,5 m Höhe: *Abies pichta*, im Frühjahr 1887 mit ganz weissen Jahrestrieben, wurde mit Eisen gedüngt und ist 1888 völlig gesund. *Abies Apollinis*, wegen rein weisser diesjähriger Nadeln erst am 2. Juli gedüngt, lässt am 19. Juli keine Spur der früheren Chlorose mehr erkennen. — *Abies bicolor*, circa 0,5 m hoch, ebenso.

## II. Perennien im freien Land.

10. Unter diesen verdient *Bocconia cordata* wegen der ausserordentlich raschen Wirkung der Eisendüngung hervorgehoben zu werden. Diese Pflanze hat überhaupt eine besondere Neigung zur Chlorose, vielleicht wegen des überaus raschen Wachsthum's ihrer aus dem Wurzelstock spät, also bei schon höherer Temperatur austreibenden Sprosse. Seit einigen Jahren schon hatte ich an zwei älteren Sätzen der *Bocconia* die hier besonders unangenehm aussehende Chlorose bemerkt. Die Blätter der Ende Mai und Anfang Juni kräftig austreibenden Sprosse sind dann gewöhnlich am unteren, älteren Theil der Sprosse normal grün, die späteren haben intensiv grüne Rippen und Nerven, meist auch noch neben diesen hinlaufend grüne Flächenstreifen, die letzten aber (etwa vom 6. oder 7. Blatt an) sind ganz weiss. Bei der bedeutenden Grösse und Zartheit der Blätter macht die scheckige Färbung der theilweisen Chlorose der mittleren am Spross einen auffallend unangenehmen Eindruck, der bei den späteren ganz rein weissen weniger auffällt. — Als ich nun 1888 die beiden chlorotischen Stöcke, mit etwa 15 Sprossen von 50—70 cm Höhe, mit Eisenvitriol in gewohnter Art am 11. Juni hatte düngen lassen, war die Wirkung schon nach 5 Tagen sehr kräftig: die ältesten chlorotischen Blätter hatten ihre Fähigkeit zu ergrünen allerdings theilweise verloren, die jüngeren aber waren an den früher weissen Stellen deutlich grün; ganz durchschlagend aber war die Eisenwirkung an den Blättern nächst dem Gipfel, die vorher ganz weiss und z. Th. noch in der Knospenlage gewesen; sie bekamen das Eisen rechtzeitig während ihres Wachsthum's und wurden in den 5 Tagen dunkelgrün, dunkler sogar, als unter gewöhnlichen Umständen. Wer mit der Wirkung des Eisens auf chlorotische Pflanzen im freien Land noch unbekannt ist, dürfte gerade die *Bocconia cordata* zu seiner Belehrung benutzen; für einen kräftigen mehrjährigen Stock genügt 1 kg Eisenvitriol, hier am besten so eingebracht, dass der Boden in der Umgebung des Wurzelstockes etwa 15—20 cm tief aufgehackt, das Salz eingestreut, Wasser aufgegossen und dann mit Erde gedeckt wird.



11. Schlingpflanzen und Rankenpflanzen. Es ist nach meiner oben dargelegten Theorie von dem Einfluss des raschen Längenwachstums der Sprosse auf die Chlorose leicht zu begreifen, dass gerade bei den Schlingpflanzen diese Krankheit häufiger, als bei anderen, nicht schlingenden, auftreten kann, da die schlingenden Sprosse sich im Allgemeinen durch ein sehr rasches Längenwachstum auszeichnen. Indessen kommen dabei doch noch andere Ursachen mit in Betracht. Bei *Dioscorea Batatas* zum Beispiel und den (allerdings nicht schlingenden, aber ebenfalls sehr rasch wachsenden) Kürbispflanzen die ich seit 30 Jahren vielfach kultivire, erinnere ich mich nicht, jemals ein chlorotisches Blatt gesehen zu haben. Aber diese Pflanzen zeichnen sich auch, wie ich weiss, durch eine ganz ausserordentlich reiche Wurzelbildung aus, die sie befähigt, aus dem Boden neben den anderen Mineralstoffen auch das Eisen durch Milliarden von Saugorganen aufzunehmen und so den rasch wachsenden Sprossen die Chlorophyllbildung zu ermöglichen. Hierher wäre auch *Menispermum canadense* und die *Ampelopsis hederacea* zu rechnen, auch die Weinrebe wird verhältnissmässig nur selten chlorotisch, obgleich das unmässige Zurückschneiden in Deutschland das Wachstum der Jahrestriebe enorm steigert.

Dies scheint nun bei anderen Schling-(und Ranken-)Pflanzen nicht immer der Fall zu sein; so finde ich seit vielen Jahren, dass die überaus rasch sich verlängernden, windenden Sprosse von *Wisteria sinensis*, *Akebia quinata*, *Aristolochia tomentosa* leicht chlorotisch werden. Dabei wirkt aber in unserem botanischen Garten noch der Umstand mit, dass diese Arten jährlich stark zurückgeschnitten werden müssen, wodurch das ohnehin ausgiebige Längenwachstum der neuen Jahrestriebe noch übermässig gesteigert wird. — Für den Zweck dieser Mittheilungen genügt es indessen zu konstatiren, dass ich jedesmal, wenn ich eine dieser Pflanzen (meist 10—20 Jahre alte Stöcke) mit Eisenvitriol düngen liess, auch kräftiges Ergrünen der vorher chlorotischen Blätter eintreten sah. Der oben schon angedeuteten allgemeinen Regel entsprechend sind auch hier die ersten Blätter des Jahrestriebes normal grün, worauf einige partiell chlorotische und zuletzt nur noch ganz chlorophyllfreie Blätter folgen, was zumal bei den enorm langen Sprossen der *Wisteria* Ende August und September recht auffallend ist. Düngt man nun bald nach dem Erscheinen der ersten weissen Blätter, etwa Mitte Juli, mit Eisenvitriol, so kann man zuweilen schon nach 5—6 Tagen die Wirkung an Blättern bemerken, die 4—6 m von der Erdoberfläche entfernt sind. — Bei *Aristolochia tomentosa* sowohl wie bei *Wisteria sinensis* machte ich wieder die Erfahrung, dass, wenn das gedüngte Bodenareal nicht umfangreich genug ist, auch die Wirkung im nächsten Jahr unbefriedigend ausfällt, indem auf zahlreiche nunmehr grüne Blätter der Sprosse, später (im Juli und August) chlorotische an denselben Sprossachsen folgen, offenbar, weil die Saugwurzeln unterdessen über das gedüngte Areal

hinausgewachsen sind. — Dagegen sind nun aber diese Schlingpflanzen auch recht geeignet zu zeigen, wie die im Herbst erst (etwa Anfang November) vorgenommene Eisendüngung sich im nächsten Frühjahr durch die Bildung neuer, dunkelgrüner Blätter geltend macht.

### III. Topf- und Kübelpflanzen.

Aus dem über die Freilandpflanzen Mitgetheilten ist ersichtlich, dass die nachhaltige Wirkung der Eisendüngung ganz vorwiegend davon abhängt, ob das gedüngte Bodenareal auch gross genug ist, um die eigentlich in Betracht kommenden Saugwurzeln zu umfassen, die vorwiegend eben im Umfang des gesammten Wurzelsystems liegen und den Umfang desselben auch durch ihr Längenwachsthum beständig erweitern. Ich habe schon erwähnt, dass hierin eines der wichtigsten Hindernisse der gründlichen und dauernden Heilung der Chlorose zumal grosser Pflanzen (Bäume, Sträucher) zu suchen ist, weil man eben in einem Garten nicht immer ein hinreichend grosses Areal zur Düngung benutzen kann.

Bei Pflanzen in Töpfen und hölzernen Kübeln fällt dieser Uebelstand weg. Das Areal der Oberfläche, unter welcher sich die Wurzeln befinden, ist sehr klein und wird sogar nach unten hin noch kleiner. Die Wurzeln, bei ihrem Streben radiär vom Stamme hinweg sich auszubreiten, stossen an die Innenseite der Topf- oder Kübelwand und wachsen nun, dicht gedrängt, in horizontalen Spiralen an dieser herum; ebenso bedecken sie den Boden des Topfes. Wer zahlreiche ältere Topfpflanzen ausgetopft hat, weiss, dass dieses Wurzelgeflecht oft eine so dichte Schicht bildet, dass die davon umschlossene Erde gar nicht mehr zu sehen ist; und gerade diese Wurzeln sind es, die aus dem Wasser, welches der Gärtner aufgiesst, die Mineralstoffe und mit diesen auch das nöthige Eisen aufnehmen.

Giesst man nun eine verdünnte Lösung von Eisenvitriol auf die Oberfläche des Gefässes, und zwar so reichlich, dass sie auch an der Innenseite des letzteren hinabläuft, also dass beschriebene Wurzelgeflecht durchtränkt, wobei auch die poröse Wand des Topfes selbst sich kapillar vollsaugt, so kommt also das Eisen direkt mit den Saugwurzeln in Berührung und davon der porösen Topfwandung aufgesogene Quantum bildet gewissermassen einen Reservevorrath. Diese unmittelbare Berührung der Eisenslösung mit den Wurzeln mahnt andererseits aber auch zur Vorsicht, weil eine zu konzentrirte Lösung die Wurzeln tödten könnte. Wie stark die Verdünnung sein muss, habe ich noch nicht näher untersucht, glaube aber, dass 2—3 g Eisenvitriol auf 1 l Wasser nicht gefährlich ist, wenn man einen Topf oder Kübel im Sommer nur ein- bis dreimal mit längeren Zwischenzeiten begiesst. — Bei der hier bestehenden Unsicherheit halte ich es daher für das Beste, auch bei Topf- und Kübelpflanzen nicht Eisenlösungen, sondern

den krystallisirten Eisenvitriol in Form von Pulver und größeren Stücken anzuwenden. Ich lasse die Erde der Gefässe auflockern, so tief als möglich, den Vitriol einstreuen, die Erde zudecken und festdrücken und dann in der gewohnten Weise die Pflanzen mit Wasser begiessen. Da dieses rasch durchläuft, so kann höchstens eine sehr schwache Eisenlösung die Wurzeln treffen, und wenn sich in dem von der Erde selbst zurückgehaltenen Wasser um die Vitriolkörnchen herum eine konzentrirtere Lösung bildet, so wird das in ihr enthaltene Eisen von der Erde absorbirt und nur dann nutzbar, wenn neue Wurzeln sich bilden und in die absorptiv mit Eisen gesättigten Erdtheile hineinwachsen. Man kann daher recht beträchtliche Quantitäten Eisenvitriol anwenden, auf einen Blumentopf mit 1 l Erde 40—50, selbst 100 g, zumal wenn der grössere Theil aus groben Stücken von Erbsengröße und mehr besteht. Besondere Feinheiten sind also nicht nöthig, und wenn man das Verfahren einem Gartengehilfen oder nur einem verständigeren Arbeiter gezeigt und erklärt hat, so ist eine Schädigung der Pflanzen nicht zu befürchten.

Dass man auf diese Art recht erfreuliche Resultate erzielen kann, erfuhr ich im Frühjahr 1888, nachdem ich Ende September 1887 durch einen Arbeiter eine grössere Zahl von Topfpflanzen mit Eisenvitriol in der eben beschriebenen Art hatte düngen lassen. Die Pflanzen hatten den Sommer über im Freien gestanden, wurden Ende September in die Gewächshäuser zurückgestellt und Ende Mai 1888 wieder in freier Luft in Gruppen aufgestellt, wo nun das Resultat der vorjährigen Düngung beobachtet werden konnte, nachdem die gedüngten Pflanzen überwintert hatten. Die Pflanzen waren zwar nicht vollständig chlorotisch, hatten aber während des Sommers 1887 einige oder viele neue Blätter gebildet, die hellgrün oder völlig weiss waren; als sie nun im Frühjahr wieder ausgeräumt wurden, waren diese chlorotischen Blätter vollständig ergrünt, sofern sie bei der Düngung noch jung und gesund gewesen, oder es hatten sich bereits neue grüne Blätter gebildet, oder endlich die nun erst nach dem Ausräumen entstandenen Blätter kamen satt grün zum Vorschein.

Von den so behandelten, durch Eisendüngung von der Chlorose geheilten Pflanzen nenne ich hier folgende

I. in irdenen, grossen Töpfen:

- Heptapleurum pulchrum, zwei mannshohe Exemplare,
- Saurauja pubescens, zwei verzweigte 1—1,5 m hohe Exemplare,
- Ficus Sycomorus, ein etwa 1 m hohes Exemplar,
- Ficus Carica, vier circa 1 m hohe Pflanzen,
- Cecropia palmata, eine Pflanze,
- Geitonoplesium angustifolium (Schlingpflanze) ein Exemplar;

II. in grossen hölzernen Kübeln:

- Idesia polycarpa, ein alter, etwa 2,5 m hoher Baum,



*Citrus limonum*, ebenso, zwei Pflanzen,

*Punica granatum*, ebenso, zwei Pflanzen.

Ich denke, diese Mittheilungen werden den praktischen Pflanzenzüchtern zeigen, dass nach dem von mir beschriebenen Verfahren chlorotische Pflanzen leicht und ohne namhafte Kosten von ihrer Krankheit zu heilen sind. — Pflanzenphysiologen aber werden manche Thatsache hier verzeichnet finden, die einer genaueren wissenschaftlichen Untersuchung werth ist und neue Aufklärungen über das Verhalten der mineralischen Nährstoffe in der Erde, über ihre Aufnahme durch die Wurzeln und ihre Bewegung in den leitenden Geweben der Pflanzen verspricht, vorausgesetzt dass man nicht glaubt, derartige Fragen in 4—6 Wochen entscheiden zu können.

Würzburg, 30. September 1888.

### Zusatz 1892.

Seit 1888 wird im botanischen Garten zu Würzburg die sehr häufig auftretende Chlorose regelmässig in der beschriebenen Weise mit Eisenvitriol behandelt und zwar mit ausgezeichnetem Erfolg; die chlorotischen Pflanzen werden nicht nur dunkelgrün, sondern gewinnen auch ein sehr kräftiges Wachtsum, was bei grossen Topf- und Kübelpflanzen schon nach 3—5 Wochen eintritt, sich aber in den folgenden Jahren noch steigert. Aus sehr vielen anderen hebe ich nur folgende Species hervor, die zur Zeit 1—3 m hoch waren: *Brunfelsia macrophylla*, *Fatsia japonica*, *Rhododendron Campellii*, Citrusarten, *Camphora offic.* *Cinnamomum Reinwardtii*, *Pilocarpus pinnat.* *Podocarpus macrophylla*, *Coffea arabica*, *Benthamia fragifera*, *Punica gran.* *Araucaria Bidwilli*, *Idesia polycarpa*.

VIERTE ABTHEILUNG.

---

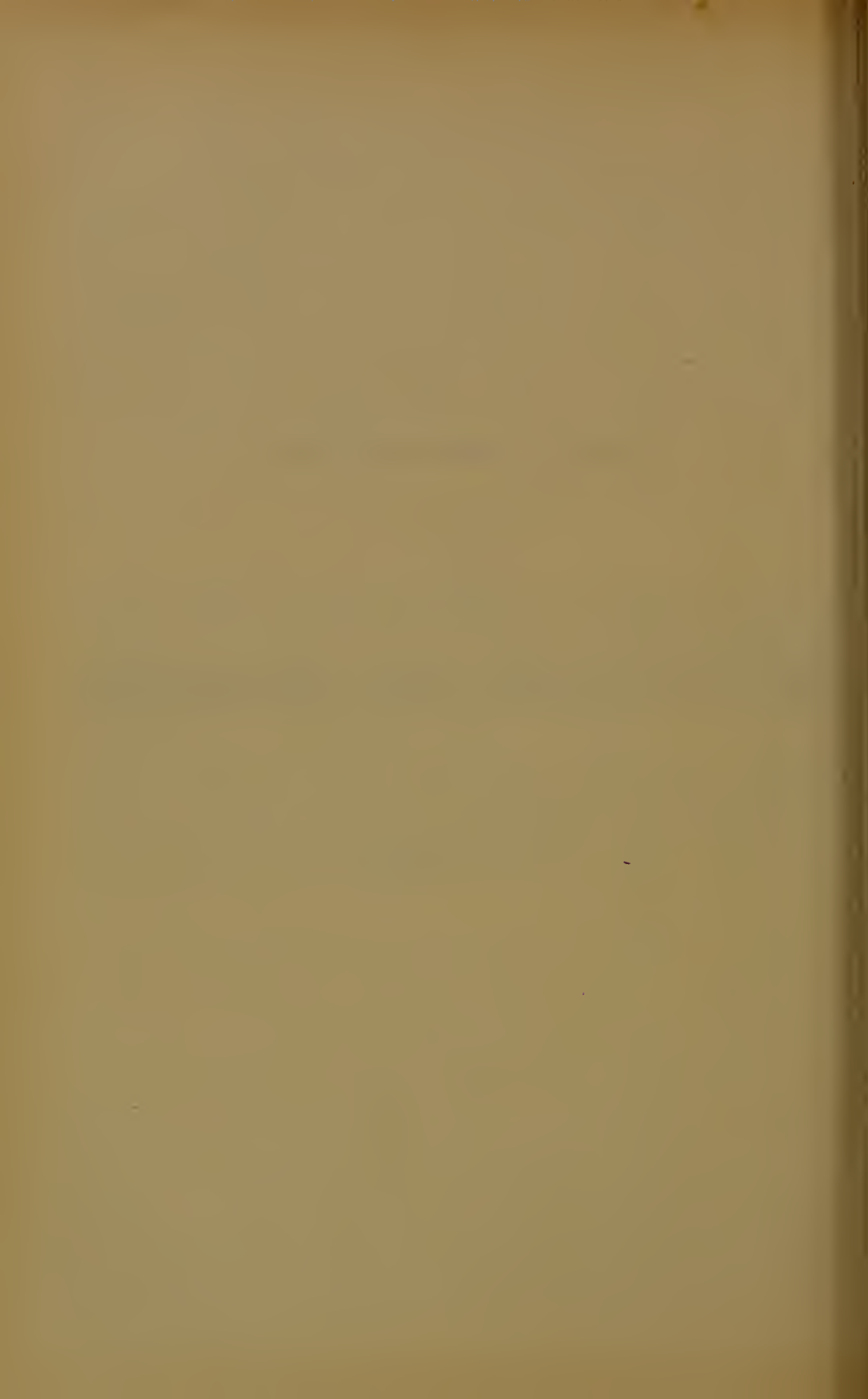
ÜBER

BEWEGUNGEN DES WASSERS

IN

PFLANZEN.

---





## XIX.

### Ueber den Einfluss der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transspiration der Pflanzen.

1859.

(Aus der Zeitschrift: „Die landwirthschaftl. Versuchs-Stationen“ Dresden, Bd. I, p. 203. 1859.)

Die Ausdünstung der Pflanzen hängt mit der Aufnahme der Nahrungsstoffe und mit der Assimilation derselben aufs Innigste zusammen; die Agrikulturchemie, welche sich bisher wesentlich nur mit der Ernährung der Pflanzen beschäftigte, würde bei genaueren Untersuchungen über die Transspiration nicht nur neue Thatsachen, sondern auch neue Gesichtspunkte zur Beurtheilung derselben finden.

In diesem Sinne habe ich im Spätsommer dieses Jahres eine Reihe von Untersuchungen begonnen, deren Resultate mir darum von besonderem Interesse zu sein scheinen, weil sie ein ganz neues Licht auf die Wirkungsweise gewisser Düngestoffe werfen; es zeigt sich nämlich, dass die gewöhnlich als Düngestoffe verwendeten Salze einen regulirenden Einfluss auf die Transspiration und mithin auf die Bewegungsgeschwindigkeit des Saftes ausüben, wodurch sich unter Anderem auch das bisher unerklärte Feuchtbleiben des gedüngten Bodens erklärt<sup>1</sup>).

Um Undeutlichkeiten zu vermeiden, gehe ich sogleich zur Mittheilung der Versuche selbst über, um sodann eine Reihe von Betrachtungen daran zu knüpfen.

---

<sup>1</sup>) Es sind jedoch nicht diese Gründe, die mich veranlassen, auch diese bereits 33 Jahre alte Abhandlung in die vorliegende Sammlung aufzunehmen und sie nicht in die Abtheilung über Wurzelstudien einzureihen; vielmehr bestimmt mich zu der Aufnahme an dieser Stelle die Erwägung, dass die hier constatirten Thatsachen wahrscheinlich eher oder später dazu beitragen werden, die Richtigkeit meiner „Imbibitionstheorie“ darzuthun. Zusatz 1892.

## Versuch 1.

Unter einer grösseren Anzahl junger Pflanzen von *Vicia Faba* (Ackerbohne) wurden zwei ausgesucht, welche in Grösse, Kraft und Aussehen die grösstmögliche Uebereinstimmung zeigten; sie hatten jede vier vollkommen entwickelte Blätter, das fünfte, schon aus vier Fiederblättchen bestehende Blatt begann eben sich zu entfalten; alle Theile waren vollkommen gesund. Jede dieser Pflanzen wurde in ein Glasgefäss vorsichtig eingesetzt, so dass sie nach dem Versetzen nicht im Geringsten welkten; die Wurzeln wurden mit der anhängenden Erde ausgenommen und in die beiden Glasgefässe möglichst gleiche Mengen der Erde auf gleiche Weise eingefüllt. So blieben die Pflanzen, nachdem sie begossen worden, noch eine Woche lang am Fenster des Laboratoriums stehen, um die beim Einsetzen entstehenden Ungleichheiten sich möglichst ausgleichen zu lassen. Zugleich reichte diese Zeit hin, um den nach dem Einsetzen stark befeuchteten Boden stark austrocknen zu lassen. Als es sich nach Verlauf der Woche zeigte, dass beide Pflanzen vollkommen gesund und in Grösse, Stärke und Haltung gleich geblieben waren, wobei sich an beiden das fünfte Blatt normal entwickelt hatte, wurden sie zum Versuche genommen. Die Eine (Nr I.) wurde mit reinem Wasser bis zur Sättigung des Bodens begossen, d. h. so lange, bis das Wasser durch das Loch am Boden des Glastopfes hindurchlief; die Andere (Nr. II.) wurde ebenso mit Wasser, welches 1 Proz. Kalisalpeter enthielt, behandelt; nachdem das Ausfliessen aus dem Bodenloche des Glastopfes aufgehört hatte, wurde dasselbe mit einem Kork verstopft. Der eben abgeschliffene Rand des Glastopfes diente dazu, einen halbirten Deckel von Glas aufzukleben, dessen zentrales Loch dem Stengel den Durchgang gestattete, so dass die Erde sammt den Wurzeln allseitig hermetisch abgeschlossen war; da, wo der Stengel durch das Loch des Deckels ging, wurden die Zwischenräume mit Baumwolle ausgestopft und dann mit Baumwachs verstrichen.

Die Pflanzen befanden sich demnach unter möglichst gleichen Umständen, nur mit dem Unterschiede, dass bei I. die Wurzeln von einer Feuchtigkeit umgeben waren, welche die im Boden löslichen Bestandtheile enthielt, während bei II. diese Bodenfeuchtigkeit noch ausserdem ein gewisses Quantum Kalisalpeter aufgelöst enthielt; wie viel Salpeter die um die Wurzeln befindliche Flüssigkeit aufgelöst enthielt, bleibt nämlich unbestimmt, denn wenn auch das zugesetzte Wasser 1 Proz. davon hatte, so wurde diese Konzentration innerhalb des Bodens durch die absorbirende Kraft desselben doch wesentlich verändert.

Nach der eben beschriebenen Herriichtung konnte die Erde kein Wasser verlieren, ausser das, welches die Wurzeln aufnahmen und welches durch den Stengel hinaufgestiegen, an den Blattflächen ausdunstete. Demnach





Die dem Versuch dienenden Pflanzen blieben während des Experiments und noch lange nachher durchaus gesund und behielten ihr übereinstimmendes Wachsthum bei; bei beiden war der Boden nach Beendigung des Versuchs noch sehr feucht.

Die Tabelle lehrt:

1. dass ohne irgend eine Ausnahme die Verdunstung, mithin auch die Wasseraufnahme der Wurzeln, durch den Salpeter in hohem Grade vermindert, retardirt worden ist.
2. die Retardation ist um so stärker, also der Einfluss des Salpeters um so merklicher, je geringer überhaupt die Ausdünstung ist, d. h. bei Nacht in feuchter Luft und bei niedriger Temperatur.
3. Nach sechs Tagen hatte die ungedüngte Pflanze (Nr. I.) beinahe 55 g, die mit Salpeter gedüngte nahezu 33 g Wasser aus dem Boden aufgenommen und in die Luft ausgehaucht; da nun beide Glastöpfe anfangs gleichviel Wasser als Bodenflüssigkeit enthielten, so hatte also der gedüngte Topf nach sechstägigem Stehen noch um 21 g mehr Feuchtigkeit als der ungedüngte; der gedüngte Boden bleibt also, wenn er sein Wasser nur durch die Pflanze verliert, länger feucht als der ungedüngte.
4. Obgleich die Verdunstung bei I. und II. sehr verschieden war während gleicher Zeiten und unter gleichen Umständen, so waren dennoch beide gleich frisch und turgeseent; da nun die Anregung zur Ausdünstung an den Blättern bei beiden gleich war, so muss also dieser Anregung bei II. ein Hinderniss entgegengewirkt haben, welches nur von den Wurzeln ausgegangen sein kann.

Ich werde weiterhin versuchen, diese Sätze theoretisch weiter zu verfolgen; unterdessen werden die folgenden Tabellen zeigen, dass ihnen eine allgemeine Gültigkeit zukommt.

## Versuch 2.

Mehrere Glastöpfe von gleicher Form und gleichem Volum wurden mit einem humosen Sande gefüllt und in die Mitte jedes Topfes ein Kürbissame gesteckt, welcher bereits zu keimen anfang. Nachdem die Keime sich soweit entfaltet hatten, dass die Kotyledonen vollständig ausgebreitet und das erste Laub-Blatt 2 Zoll breit war, wurden sie zum Versuche genommen; als der Boden stark ausgetrocknet war, wurden zwei möglichst gleiche Pflanzen ausgesucht, bei der Einen der Sand mit reinem Wasser (Nr. I.), bei der Anderen (Nr. II.) mit Wasser, welches 1 Proz. Kalisalpeter enthielt, gesättigt. Das weitere Verfahren war wie bei Versuch 1; die Ausdünstung des Bodens wurde durch halbirt Glasdeckel, welche nur dem Stengel Durchgang liessen, verhindert; Lücken und Fugen mit Baumwachs verschmiert.

Tabelle 2.

Kürbis (Cucurbita Pepo).

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche auf die Verdunstung einwirken.	Gewichtsverlust = Trans- piration = aufgenommenes Wasser in Grammen.	Verhältniss der Transpiration wenn die von I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 = Redar- dation.	Anmerkungen.
16./8. 10 U. früh			No. I.	No. II.		
16./8. 6 U. Abends	Tag	16, <sup>08</sup> R. heiter	7,3	6,0	100 : 82,2	Boden mit Wasser gesättigt.
17./8. 7 U. früh	Nacht	16, <sup>05</sup> trüb	4,7	3,2	100 : 68	
17./8. 7 U. Abends	Tag	16, <sup>07</sup> trüb	8,9	6,5	100 : 73	
18./8. 8 U. früh	Nacht	16, <sup>03</sup> Regen	3,7	1,8	100 : 48,6	
18./8. 6 U. Abends	Tag	16, <sup>05</sup> trüb	7,35	4,65	100 : 63,3	
19./8. 7 U. früh	Nacht	15, <sup>02</sup> heiter	6,05	3,15	100 : 52	
19./8. 5 U. Abends	Tag	16, <sup>05</sup> wenig Sonne	17,3	10,2	100 : 58,3	
20./8. 7 U. früh	Nacht	15, <sup>02</sup> heiter	6,6	3,4	100 : 51,9	
20./8. 9 U. Abends	Tag	17, <sup>05</sup> 5 Stunden Sonne	17,7	14,25	100 : 80,5	
21./8. 7 U. früh	Nacht	17, <sup>02</sup> trüb	4,85	3,75	100 : 77,7	die Erde ist bei I. schon viel trockener als bei II. <sup>1)</sup>
21./8. 4 U. Abends	Tag	17, <sup>05</sup> trüb	8,15	8,75	100 : 107	
21./8. 5 U. Abends	Nacht	16, <sup>00</sup> Regen	2,3	2,1	100 : 91	Boden mit Wasser gesättigt.
22./8. 7 U. früh	Tag	16, <sup>05</sup> wenig Sonne	10,5	10,1	100 : 96	
22./8. 6 U. Abends	Nacht	15, <sup>07</sup> heiter	4,5	3,65	100 : 81	
23./8. 7 U. früh	Tag u. Nacht	16, <sup>05</sup> 5 Stunden Sonne	33,1	25,35	100 : 76	
24./8. 7 U. früh	Tag	17, <sup>00</sup> 5 Stunden Sonne	29,3	23,5	100 : 80,5	
24./8. 6 U. Abends	Nacht	17, <sup>00</sup> heiter	7,9	7,05	100 : 89,2	Boden von I. sehr trocken.
25./8. 8 U. früh	Tag	17, <sup>05</sup> 5 Stunden Sonne	8,8	14,8	100 : 168,5	I. hatte gewelkt.
25./8. 4 U. Abends	Nacht	17, <sup>05</sup>	2,8	5,1	100 : 182	Beide welkt.
26./8. 8 U. früh						

1) Jeder Apparat bekommt so viel Wasser zugesetzt, als er bereits verloren hat.

Anmerkung. Während der Versuchsdauer hat sich das zweite Blatt entfaltet, die Verdunstungsfläche ist demnach am Ende des Versuchs viel grösser als anfangs, jedoch bei beiden Pflanzen gleich geblieben.

Es könnte wünschenswerth erscheinen, die Gleichheit der Blattflächen durch Messung mit Instrumenten zu bestimmen; ich habe mich indessen durch frühere Versuche derart überzeugt, dass, wenn die Pflanzen nicht allzuviel Blätter haben, die Gleichheit vermittelt des Augenmasses nicht nur schneller, sondern auch genauer zu bestimmen ist, als durch direkte Messungen an den lebenden Pflanzen; auch sind die Differenzen, auf welche es hier ankommt, so bedeutend, dass, wenn man sich in der Grösse der Blattflächen auch um  $\frac{1}{20}$  (was kaum möglich ist) irrt, dies dennoch keine wesentliche Aenderung im Resultat hervorbringt; ich kann aber sagen, dass ich im Stande war, die Blattfläche meiner Versuchspflanzen bis auf  $\frac{1}{50}$  genau zu bestimmen. Um übrigens zu wissen, ob die beiden Pflanzen ohne den Einfluss des Salzes sich gleich verhalten würden, genügt es, sie vor dem Versuche längere Zeit auf ihre Verdunstung zu untersuchen, indem man beide auf die angegebene Weise in die Apparate bringt, die Erde mit Wasser sättigt und dann die beiden Pflanzen bald in die Sonne, bald in den Schatten u. s. w. bringt, um den Gang ihrer Transpiration unter den verschiedensten Umständen kennen zu lernen. Ich habe mich auf diese Weise an mehreren meiner Versuchspflanzen überzeugt, dass sie ohne die Einwirkung des Salzzusatzes kaum um einige Hundertel differirten.

Eine genaue Besichtigung der Tabelle 2 zeigt, dass auch hier die zur Tabelle 1 gemachten Bemerkungen gelten; jedoch traten hier neue Wirkungen der durch den Salpeter verursachten Retardation hervor; der Boden, welcher keinen Salpeter enthält, trocknet viel schneller aus, weil ihm die Pflanze das Wasser schneller entzieht; dadurch wird der Moment, wo die Wurzeln dem Wasserbedürfniss nicht mehr genügen können, bei I. früher herbeigeführt als bei II., und so kommt es, dass dann das allgemeine Gesetz sich umzukehren scheint; wir sehen am 21/8, am 25/8 und 26/8 die mit Salpeter versehene Pflanze mehr, bedeutend mehr Wasser abgeben und also auch aufnehmen als die ungedüngte; damit wird aber das allgemeine Gesetz nicht umgestossen; denn wenn I. weniger aufnimmt als II., so ist dies die Wirkung davon, dass seine Wurzeln nicht mehr im Boden soviel vorfinden, als sie aufnehmen könnten; während bei II. noch immer so viel vorhanden ist, um dem Bedürfniss zu genügen; aber endlich tritt auch bei II. der Moment des Wassermangels ein, sie giebt mehr ab, als sie aufnehmen kann und welkt. Demnach wirkt die durch den Salpeter bedingte Retardation als ein regulirendes Prinzip, sie verlangsamt die Wasseraufnahme, erhält dadurch den Boden länger feucht und macht es der Pflanze möglich, auch dann noch ihr Wasserbedürfniss zu decken, wenn sie ohne jenes Salz schon Mangel leiden würde.

### Versuch 3.

Von zwei jungen und sehr gleichen Kürbispflanzen, ebenso behandelt wie die vorigen, wurde die Eine (Nr. I.) mit Wasser, die Andere (Nr. II.) mit Wasser, welches 1 Proz. schwefelsaures Ammoniak enthielt, bis zur Sättigung des Bodens (humoser Sand) begossen.



Tabelle 3.

Cucurbita Pepo.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Transpiration bedingen.	Gewichtsverlust = Trans- piration = aufgenommenes Wasser in Gramm.	Verhältniss der Transpiration wenn die von I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 = Relat- dation.	Bemerkungen.
16./8. 10 U. früh			No. I.	No. II.		
16./8. 6 U. Abends	Tag	im Schatten 16,98	5,4	5,5	—,2	
17./8. 7 U. früh	Nacht	16,95	3,1	2,7	12,9	
17./8. 7 U. Abends	Tag	16,07 Schatten	6,1	5,6	8,2	
18./8. 8 U. früh	Nacht	16,93	2,2	1,7	22,7	
18./8. 5 U. Abends	Tag	16,95 trüb	3,85	2,75	28,6	
19./8. 7 U. früh	Nacht	15,92	3,35	2,15	35,9	
19./8. 5 U. Abends	Tag	16,95 wenig Sonne	9,6	6,2	35,5	
20./8. 7 U. früh	Nacht	16,92	3,7	2,3	37,9	
20./8. 9 U. Abends	Tag	17,95 5 Stunden Sonne	14,15	9,8	12,1	
21./8. 7 U. früh	Nacht	17,92	9,65	2,6	1,9	Der Boden von I. ist sehr trocken.

Die Deckel wurden abgenommen und das verdunstete Wasser genau ersetzt.

22./8. 7 U. früh	Tag u. Nacht	16,90	1,7	1,4	17,7	
22./8. 6 U. Abends	Tag	16,95 wenig Sonne	6,6	7,4	—,12	
23./8. 7 U. früh	Nacht	15,96	2,65	1,8	31,5	I. ist erkrankt.
24./8. 7 U. früh	Tag u. Nacht	16,95 5 Stunden Sonne	13,10	13,45	—,2	

In diesem Versuch treten einige Anomalien hervor: gleich bei der ersten Beobachtung zeigt sich statt einer Retardation eine Acceleration um 2 Proz.; da der Boden vor Beginn des Versuches sehr trocken war, so ist es möglich, dass bei dem Aufgiessen der Flüssigkeiten ein ungleiches Arrangement im Boden stattfand, so dass die Wurzeln von I. weniger aufnehmen konnten; die folgenden Zahlen lassen wieder die oben genannten Gesetze erkennen; das schwefelsaure Ammoniak wirkt also ganz ähnlich auf die Wurzeln wie der Salpeter.

Die Anomalien in den drei letzten Versuchstagen sind lehrreich; die mit reinem Wasser begossene Pflanze wurde kränklich, aber nur am jüngsten, sehr kleinen Blatte. Man bemerkt, dass in der Nacht, wo die Anregung zur Verdunstung wesentlich von den Wurzeln ausgeht, dies keinen Einfluss auf die Retardation äusserte; am Tage und bei Sonne dagegen, wo die Anregung zur Verdunstung von den Blättern ausgeht, macht sich die Erkrankung des Blattes geltend; die durch die Erkrankung bei I. verursachte Retardation überwiegt die durch das Salz bei II. bewirkte Retardation, und dies macht sich im procentischen Ausdruck als eine Acceleration bei II. geltend.

#### Versuch 4.

Unter einer grösseren Anzahl junger Tabakspflanzen wurden zwei sehr gleiche, kräftige Exemplare ausgesucht, jedes mit vier grossen, völlig gesunden Blättern. Nachdem sie aus dem ursprünglichen Boden ausgenommen und die Wurzeln sorgfältig abgewaschen worden, setzte ich sie in Glasgefässe in ein Gemenge aus schwarzem Humus und grobem Sande; dann blieben sie mehrere Tage stehen, um sie anwurzeln zu lassen; das Versetzen geschah so vorsichtig, dass die Blätter nicht welkten; nachdem sich neue Wurzeln an der Wand des Glasgefässes zeigten und der Boden stark ausgetrocknet war, wurde der Boden von Nr. I. mit reinem Wasser, der von Nr. II. mit Wasser, welches 1 Proz. Kalisalpeter enthielt, vollständig gesättigt. Der Verschluss und das sonstige Verfahren wie früher.

In dieser Tabelle macht es sich besonders geltend, wie sehr die retardirende Einwirkung des Salzzusatzes während der Nacht und bei feuchter Luft hervortritt, und dagegen durch das Sonnenlicht und durch trockene Luft die Blätter so stark zur Verdunstung angeregt werden, dass die Retardation relativ vermindert wird. Man darf hierbei allerdings nur unmittelbar neben einanderliegende Zeiten ins Auge fassen, denn bei weiter auseinanderliegenden Daten tritt die veränderte Feuchtigkeit des Bodens mit ein unter die bestimmenden Umstände.

Besondere Aufmerksamkeit verdient das Welken der Blätter bei Sonnenschein; es ist durchaus keine krankhafte Erseheinung. Man bemerkt, dass das Welken bei Sonnenschein auch dann eintritt, wenn der Boden noch mit Wasser gesättigt ist, wo also die Wurzeln so viel als sie bedürfen, auf-

Tabelle 4.  
Tabak.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche auf die Verdunstung einwirken.	Gewichtsverlust = Trans- piration = Wasseraufnahme in Grammen.	Verhältniss der Transpiration wenn I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100.	Anmerkungen.
20./8. 5 U. Abends		17,05 R.	No. I.	No. II.		
21./8. 7 U. früh	Nacht	17,02	2,55	2,50	2	
21./8. 6 U. Abends	Tag	17,05 früh, Regen	9,00	7,45	17,2	
22./8. 7 U. früh	Nacht	16 <sup>0</sup> Regen	4,25	1,85	56,5	
22./8. 6 U. Abends	Tag	16,05 wenig Sonne	10,95	8,6	21,5	
23./8. 8 U. früh	Nacht	16 <sup>0</sup> ,6	3,80	2,0	47,4	
24./8. 7 U. früh	Tag u. Nacht	16,05 5 Stunden Sonne	23,95	16,1	33,0	
24./8. 6 U. Abends	Tag	17,0 5 Stunden Sonne	20,75	16,4	21,0	
25./8. 8 U. früh	Nacht	17,0	9,45	5,3	44,0	
25./8. 9 U. Abends	Tag	17,05 5 Stunden Sonne	24,4	17,6	27,9	
26./8. 7 U. früh	Nacht	17,05	10,15	6,2	39,0	I. ist sichtlich trockner.
26./8. 12 U. Mittags	Vormittag	18,05 Sonne	30,25	27,5	19,0	I. sehr welk.
26./8. 5 U. Abends	Nachmittag	17,05 Schatten	3,7	2,7	27	beide frisch.
27./8. 7 U. früh	Nacht	17,05	5,4	3,5	33,4	beide frisch.
Die Deckel wurden abgenommen und das Verdunstete bei beiden genau wieder ersetzt, dann sogleich wieder geschlossen.						
27./8. 11 U. früh	Vormittag	3 Stunden Sonne	31,9	28,3	11,3	I. welk, II. frisch.
27./8. 4 U. Abends	Nachmittag	18,07 Schatten	8,3	6,0	28	I. wieder frisch.
28./8. 8 U. früh	Nacht	19,0	14,4	9,6	36	beide frisch.
28./8. 11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> U. Mittg.	Vormittag	20,02 Sonne	30,1	26,3	12,7	
29./8. 8 U. früh	Tag u. Nacht	19,0	34,1	15,7	54,0	
29./8. 11 U. früh	Vormittag	19,02	26,4	21,6	12,2	I. welk, II. frisch.
29./8. 6 U. Abends	Nachmittag	19,0	8,6	4,7	45,3	beide frisch.
30./8. 8 U. früh	Nacht	18,05	8,7	6,9	20,7	
30./8. 6 U. Abends	Tag	19 <sup>0</sup>	16,3	27,8	—,71	I. sehr welk, Erde trocken. II. frisch, fench.
31./8. 8 U. früh	Nacht	17,0	1,7	2,7	—,58	beide frisch.

Anmerkung. Während der 11 Tage des Versuches entfaltete sich bei beiden Pflanzen das fünfte Blatt in gleicher Weise.



nehmen können. Man könnte auf den Gedanken kommen, dass das Welken dadurch entsteht, dass die Blätter so schnell ausdünsten, dass dann das Wasser nicht schnell genug von den Wurzeln aufgenommen werden kann, um den Verlust zu decken. Dem ist aber nicht so: denn dann müsste offenbar die mit dem Salz gedüngte Pflanze (Nr. II.) eher und stärker welken (wenn nämlich beide mit Wasser hinlänglich versehen sind); aber ganz im Gegentheil, diejenige welkt, welche mehr und leichter Wasser aus dem Boden aufnimmt, während bei beiden die Anregung an den Blättern dieselbe ist. Ich kann mir dieses merkwürdige Phänomen nur dadurch erklären, dass bei I. durch die erhöhte Wurzelthätigkeit neben der starken Anregung der Blätter ein so rascher Wasserstrom durch die Pflanze geht, dass derselbe die turgeszirenden Zellwände in ihrem molekularen Gleichgewicht stört, dass diese mithin erschlaffen. Ganz anders ist es freilich, wenn der Boden so trocken wird, dass die Wurzeln den Verlust der Blätter nicht eher decken können, dann ist das Welken eine Folge des Wassermangels im Gewebe.

## Versuch 5.

Zwei Tabakspflanzen, in Grösse, Form und Haltung übereinstimmend, wurden wie die vorigen behandelt. Als der Boden nach dem Einsetzen hinreichend abgetrocknet war, wurde Nr. I. mit Wasser, Nr. II. mit Gypswasser gesättigt. Als Boden wurde hier ein sehr reiner Buchenhumus verwendet.

Tabelle 5.

Tabak.

Tag und Stunde des Wägens.	Tagesszeit zwischen den Wägungen.	Umstände, welche die Verdunstung beeinflussen.	Gewichtsverlust = Transpiration = Wasserauf- nahme in Grammen.		Verhältniss, wenn I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 Retardation.	Bemerkungen.
9./9. 12 U. Mitt.		15,°0 R.	No. I.	No. II.			
9./9. 6 U. Abd.	Nachm.	14,°6 hell	5,5	2,9	100 : 52,7	47,3	
10./9. 8 U. früh	Nacht	14° trüb	4,5	1,8	100 : 40	60,0	
10./9. 12 U. Mitt.	Vormitt.	13,°8 Regen	3,9	1,2	100 : 30,7	69,3	
10./9. 5 U. Abd.	Nachm.	14,°6 trüb	3,4	1,5	100 : 44,1	55,9	
11./9. 5 U. früh	Nacht	13,°8 hell	6,0	2,2	100 : 36,6	63,4	
11./9. 12 U. Mitt.	Vormitt.	14,°5 hell	10,4	5,0	100 : 48,0	52,0	II. etwas welk.

Auffallend ist bei diesem Versuch die starke Wirkung des Gypswassers im Verhältniss zu dem Salpeter und dem schwefelsauren Ammoniak; während diese Salze als einprozent. Lösungen zugesetzt wurden, enthält das Gypswasser nur  $\frac{1}{5}$  Proz.; die dadurch bewirkten Retardationen in der Wasser-

aufnahme sind aber so gross, dass sie sich nur mit den höchsten Zahlen der früheren Tabellen vergleichen lassen. Dass das gesättigte Gypswasser ebensowenig nachtheilig auf die Pflanzen wirkte als die früheren Salzlösungen, geht zur Genüge daraus hervor, dass die Pflanzen nach zehn Tagen noch völlig gesund und in ihrem ganzen Ansehen übereinstimmend waren.

Bei den vorausgehenden Versuchen befanden sich die Wurzeln in einem vegetationsfähigen Boden, und das die Wurzeln umgebende Wasser musste einen Theil der löslichen Bodenbestandtheile enthalten, zu denen dann noch das zugesetzte Salz als wirksamer Bodenbestandtheil hinzukam; der Unterschied zwischen je zwei Versuchspflanzen war also nicht der Unterschied zwischen der Wirkung des reinen Wassers und einer bekannten Salzlösung, sondern die Wurzeln beider Pflanzen nahmen dieselbe unbekannte Lösung der Bodenstoffe auf, und zwar je einmal nur diese, und im andern Falle diese plus einer bestimmten Menge des zugesetzten Salzes, welche letztere ebenfalls unbekannt ist, da, wie ich schon oben erwähnte, die auf dem Boden gegossene Lösung innerhalb desselben eine andere wird, weil ein Theil der angewendeten Salzmenge vom Boden gebunden, also der Lösung entzogen wird, mithin aus dem Bereich der Wurzelthätigkeit kommt. Um nun diese Unbestimmtheiten aus meinen Versuchen zu entfernen, um alle unbekannten Faktoren zu eliminiren und den Unterschied zwischen dem Effekt des reinen Wassers und einer bekannten Salzlösung kennen zu lernen, wendete ich in einer neuen Reihe von Versuchen nur solche Pflanzen an, deren Wurzeln sich im Wasser befanden. Es wurde jedesmal eine grössere Anzahl von Samen in feuchten Sägespännen zum Keimen gebracht und dann die abgewaschenen Keimwurzeln in eine enghalsige Flasche gesteckt, welche mit Wasser gefüllt war; so blieben die Pflänzchen so lange stehen, bis sie eine hinreichende Grösse erreicht hatten, um zweckmässig für den Versuch zu sein. Alsdann wurden je zwei möglichst gleiche zu einer Versuchsreihe ausgewählt. Man hat hierbei noch den grossen Vortheil, auch die Wurzeln der beiden Versuchspflanzen genau vergleichen zu können, und nur mit völlig unversehrten Wurzeln zu experimentiren. Auch erkennt man im Verlauf des Experimentes sogleich, ob die Wurzeln von dem zugesetzten Salze leiden, da in diesem Falle gewöhnlich die Wurzelspitzen absterben, sich zersetzen, mit Schimmel überziehen und die älteren Wurzeltheile das glänzendweisse opake Ansehen verlieren, welches allen gesunden Wurzeln eigen ist und von der in den Interzellulargängen enthaltenen Luft herrührt. Die Vorbereitung zum Experiment geschah sodann folgendermassen: Zwei gleiche Flaschen mit engem kurzen Halse und so geräumigem Bauche, dass die Wurzeln sich darin frei ausbreiten konnten, wurden mit destillirtem Wasser gefüllt; die eine Flasche erhielt dann einen bestimmten Salzzusatz; aus der Wassermenge und dem Salzquantum ergab sich die Konzentration. Alsdann wurden die Wurzeln vorsichtig durch den Hals eingeführt, der Raum zwischen dem Hals

und dem hindurchgehenden Stengel mit Baumwolle möglichst fest zugestopft; die letztere ist einer Verschmierung bei Weitem vorzuziehen, weil sie willkürliche Verschiebungen gestattet, um beide Pflanzen immer gleich tief ins Wasser tauchen zu lassen; denn da die Eine mehr verdampft als die Andere, so ändert sich das Niveau in ungleichem Masse, was nothwendig, wenn die Pflanze im Halse fixirt ist, eine theilweise Entblössung der oberen Wurzeltheile herbeiführen würde. Durch einen vorläufigen Versuch überzeugte ich mich, dass das Wasserquantum, welches durch die dicht eingestopfte Baumwolle verdampft, sehr gering und bei beiden Flaschen nahezu gleich ist, so dass man den hieraus entstehenden Fehler bei der Wägung im Verhältniss zu dem Transspirations-Quantum mit gutem Gewissen vernachlässigen darf. Während der ganzen Versuchszeit blieben die Pflanzen immer so stehen, dass sie möglichst gleiche Beleuchtung hatten, ein Umstand, den man bei Vegetationsversuchen jeder Art nicht genug berücksichtigen kann. Die Bestimmung des transspirirten Wassers geschah auch hier durch Wägung des ganzen Apparates sammt der Pflanze. Aus den schon Eingangs angegebenen Gründen betrachte ich auch hier den Gewichtsverlust als ausgedünstetes Wasser und setze dieses dem durch die Wurzeln aufgenommen gleich.

#### Versuch 6.

Drei junge, möglichst gleiche Maispflanzen in der eben beschriebenen Weise in Wasser erzogen, wurden, wie angegeben, zum Versuch hergerichtet: sie hatten die beiden ersten Blätter völlig entwickelt, das dritte, am Anfang des Versuches noch gerollt, entfaltete sich während desselben. Die Wurzeln von Nr. I. befanden sich in destillirtem Wasser, die von Nr. II. in einer 0,33 prozentigen, die von Nr. III. in einer 0,5 prozentigen Lösung von schwefelsaurem Ammoniak.

Bei Vergleichung dieser Tabelle mit den früheren bemerkt man sogleich, dass die unter Versuch 1 aufgeführten Gesetze auch hier gelten, der Zusatz des Salzes hat ohne Ausnahme eine Retardation bewirkt, diese ist, wenn man unmittelbar neben einanderliegende Zeitabschnitte vergleicht, um so grösser, je ungünstiger die äusseren Bedingungen zur Transspiration sind, d. h. je weniger die Blätter angeregt werden.

Dagegen machen sich hier zwei Thatsachen geltend, welche an den früheren Versuchen im Boden nicht oder nur verwischt zum Vorschein kamen: bei den ersten Beobachtungen, wo die Nr. III den anderen noch nicht vorausgewachsen war, zeigt sich, dass die Retardation um so stärker ist, je mehr Salz im Wasser aufgelöst ist, jedoch nicht in demselben Verhältniss; ferner: die Retardation zeigt während des Versuches eine beständige Zunahme, sie steigt von 12 auf 88, von 33 auf 92. Wenn man die früheren Tabellen aufmerksam betrachtet, so zeigt sich auch in diesen ein ähnliches Verhalten.



Tabelle 6.

Mais.

Wurzeln von I. in HO, II. in HO mit 0,33 Proz., III. in HO mit 0,5 Proz.  $\text{NH}_4\text{OSO}_2$ .

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Ausdünstung beeinflussen.	Gewichtsverlust = Wasser- aufnahme durch die Wurzeln in Grammen.			Verhältniss der Transpiration I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 Retardat.	Anmerkungen.
			No. I.	No. II.	No. III.			
19./8. 9 U. früh	Tag u. Nacht	16, <sup>02</sup> R. 5 Stunden Sonne	1,25	1,0	1,0	I. : II. : III. 100 : 80 : 80	II. : III. 20 : 20	No. III. ist schneller ge- wachsen, daher von jetzt ab ausgelassen.
20./8. 7 U. früh			1,25	1,1	1,05	100 : 88 : 84	12 : 16	
20./8. 4 U. Abd.	Tag		0,82	0,55	0,45	100 : 67 : 55	33 : 45	
21./8. 7 U. früh	Nacht	17, <sup>05</sup>	1,68	0,90	0,85	100 : 53,6 : 53,6	46,4 : 49,4	
21./8. 5 U. Abd.	Tag	17, <sup>05</sup> Regen	0,85	0,30	0,35	100 : 35,3 : 41	64,7 : 49	
22./8. 7 U. früh	Nacht	16 <sup>00</sup> Regen	2,55	0,85		100 : 33,3	66,7	
22./8. 6 U. Abd.	Tag	16, <sup>05</sup> wenig Sonne	1,10	0,35		100 : 31,8	68,2	
23./8. 8 U. früh	Nacht	15, <sup>06</sup>	4,05	1,10		100 : 27,1	72,9	
24./8. 7 U. früh	Tag u. Nacht	16, <sup>05</sup> 5 Stunden Sonne	3,4	0,75		100 : 22	88	
24./8. 6 U. Abd.	Tag	17 <sup>00</sup> 5 Stunden Sonne	1,2	0,1		100 : 8,3	91,7	
25./8. 8 U. früh	Nacht	17 <sup>00</sup>						

Anmerkung. Bei diesen Versuche hatten die im Wasser befindlichen Wurzeln dieselbe Beleuchtung, wie die oberen Theile, ein Umstand, auf den ich erst später aufmerksam wurde, der möglicher Weise einigen Einfluss auf die Resultate genommen haben könnte.

allerdings gestört durch die Austrocknung des Bodens; es scheint, dass die Wurzeln die Fähigkeit immer mehr und mehr verlieren, das Salzwasser aufzunehmen, je länger sie mit demselben in Berührung sind.

### Versuch 7.

Zwei junge, gleiche Kürbispflanzen mit völlig entfalteten Kotyledonen und einem 2 Zoll breiten Blatte wurden in angegebener Weise zum Versuch hergerichtet. Von Nr. I tauchten die Wurzeln in destillirtes Wasser, von Nr. II in Wasser, welches 0,5 % Kochsalz aufgelöst enthielt.

Tabelle 7.

Kürbis.

I. in Wasser, II. in Wasser mit 0,5 Proz. Kochsalz.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Verdunstung bestimmen.	Gewichtsverlust = aufgesogenes Wasser in Gramm.		Verhältniss, wenn I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 Retardation.	Anmerkungen.
4. 9. 11 U. früh		15° R.	No. I.	No. II.			
5./9. 8 U. früh	Tg. u. N.	14,02 trüb	5,4	3,0	100 : 55,5	44,5	
5./9. 6 U. Abd.	Tag	14,00 Regen	2,4	0,8	100 : 33,3	66,7	
6. 9. 8 U. früh	Nacht	14,00 hell	2,4	0,7	100 : 29	71,0	
6. 9. 4 U. Abd.	Tag	14,05 hell	3,1	0,7	100 : 22,6	77,4	I. ist welk.
7./9. 8 U. früh	Nacht	14,05 hell	4,2	0,4	100 : 9,5	90,4	I. sehr welk.

Anmerkung. Die Pflanzen standen im Schatten, die Wurzeln waren vor dem Licht geschützt.

Auch in dieser Reihe von Beobachtungen zeigt sich wie bei Versuch 6 ein kontinuierliches Zunehmen der Retardation; die Schwierigkeiten, welche die Wurzeln fanden, die Kochsalzlösung aufzunehmen, wurden endlich so gross, dass sie nicht mehr im Stande waren, den durch die Transpiration entstandenen Verlust zu ersetzen, so dass mithin die Blätter welken mussten; das halbe Proz. Kochsalz hatte nicht chemisch zerstörend auf die Wurzeln eingewirkt, denn diese hatten auch nach dem Welken der Blätter noch völlig das Ansehen gesunder Wurzeln.

### Versuch 8.

Die beiden letzten Versuche bieten insofern etwas Ungenügendes dar, als dabei die Pflanzen ohne Nahrungsstoffe bleiben; allerdings hat dies keinen wesentlichen Einfluss, wenn die Versuche nur wenige Tage umfassen. Um diesem Uebelstande abzuhelpen, schlug ich folgenden Weg ein: Es wurde

Tabelle 8.

Mais.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Trans- piration beeinflussen.	Gewichtsverlust == aufge- sogenes Wasser in Grammen.	Verhältniss, wenn I. = 100.	Differenz, wenn I. = 100 Retardat.	Anmerkung.
17./8. 11 U. früh		17° R.	I.	II. •		
18./8. 8 U. früh	Tag u. Nacht	16,°3	1,90	1,27	100 : 61,2	38,8
19./8. 8 U. früh	Tag u. Naecht	15,°2	1,75	1,03	100 : 59,4	40,6
20./8. 7 U. früh	Tag u. Naecht	16,°5 5 Stunden Sonne	2,00	1,60	100 : 80	20,0
20./8. 4 U. Abends	Tag	17,°5 5       "       "	1,45	1,30	100 : 89	11,0
21./8. 7 U. früh	Naecht	17,°2	1,90	0,58	100 : 30,5	69,5
21./8. 5 U. Abends	Tag	17,°5 trüb, Regen	1,35	1,37	100 : 101,5	—1,5
22./8. 7 U. früh	Naecht	16,°0 Regen	0,70	0,45	100 : 64,3	35,7
22./8. 6 U. Abends.	Tag	16,°5 etwas Sonne	1,85	1,75	100 : 94	6,0
23./8. 7 U. früh	Naecht	15,°6	0,70	0,50	100 : 71,4	18,6
24./8. 7 U. früh	Tag u. Naecht	16,°5 hell	3,15	2,50	100 : 79,3	20,7
24./8. 6 U. Abends	Tag	17,°0 5 Stunden Sonne	3,70	2,10	100 : 56,7	45,3
25./8. 8 U. früh	Naecht	17,°0	1,30	0,90	100 : 69,2	30,8

Anomalie.



phosphorsaures Kali, Kochsalz, schwefelsaurer Kalk, schwefelsaure Magnesia, phosphorsaures Eisenoxyd und kieselsaures Kali; die ersten vier zu je 1 g, die beiden letzten zu je  $\frac{1}{5}$  g mit 100 g destillirtem Wasser übergossen; nach vierzigstündiger Einwirkung wurde die Lösung von dem ungelösten Rückstand abfiltrirt, dann die saure Flüssigkeit mit Kali beinahe neutralisirt, auch nochmals abfiltrirt. Die so dargestellte Lösung enthielt nach gemachter Untersuchung 1,072 % feste Substanz. Diese Lösung erwies sich in bestimmter Verdünnung und mit einem entsprechenden Zusatz von Salpeter oder schwefelsaurem Ammoniak als eine solche, welche die Vegetation der Kürbisse und Maispflanzen ziemlich gut zu unterhalten im Stande ist; die Pflanzen wuchsen darin rüstig fort.

Zwei gleiche Flaschen wurden nun zur Aufnahme der Versuchspflanzen folgendermassen hergerichtet:

die Flasche Nr. II erhielt 350 C.C. Wasser.

+ 50 C.C. der obigen Lösung  
+ 0,2 g Kalisalpeter,

also im Ganzen 400 C.C. einer Lösung, welche 0,157 % feste Substanz enthielt.

Die Flasche Nr. I erhielt 380 C.C. Wasser.

+ 20 C.C. der obigen Lösung  
+ 0,1 g Kalisalpeter,

also im Ganzen 400 C.C. einer Lösung, welche 0,0786 % feste Substanz enthielt.

In diese Lösungen wurden nun die Wurzeln zweier Maispflanzen gesetzt, so dass der untere Stengeltheil sammt dem noch anhängenden Samen zwar noch in die Flasche aber nicht in die Flüssigkeit tauchte; der Verschluss nach den früheren Angaben.

Diese Tabelle zeigt manche Anomalien im Vergleich zu den früheren, die wohl daher rühren, dass die Pflanze Nr. II gegen Ende der Beobachtungen zu kränkeln anfang, die Lösung war offenbar zu hoch konzentriert. Indessen tritt auch hier die früher erwähnte Gesetzmässigkeit hervor, nur die Vergrösserung der Retardation während der Versuchsdauer ist hier nicht zu bemerken, was wohl durch das Erkranken der Pflanze II hinreichend erklärt wird; die Flüssigkeit war nämlich etwas sauer und scheint insofern bei der höheren Konzentration zerstörend auf die Wurzeln gewirkt zu haben. Auch wird der folgende Versuch zeigen, dass eine freie Säure, selbst bei sehr geringer Stärke, eine Beschleunigung der Wasseraufnahme hervorbringt; diese musste sich hier bei Nr. II, da die Flüssigkeit etwas sauer war, trotz der Retardation der übrigen Bestandtheile geltend gemacht haben.

### Versuch 9.

Zwei junge Kürbispflanzen tauchten mit den Wurzeln jede in einen Liter Wasser; bei dem einen wurde dieses durch 10 Tropfen konzentrierter Salpetersäure sauer gemacht. Am ersten Tage fand auch hier eine kleine Verlangsamung durch den Säurezusatz statt, während der folgenden Tage dagegen fand in der sauren Flüssigkeit eine Acceleration der Verdampfung statt, welche bis auf 90 Proz. stieg, d. h. die Pflanze in dem sauren Wasser verdampfte und sog. ein beinahe das Doppelte von dem im reinen Wasser. Nach einigen Tagen jedoch hatte die Säure die Wurzeln zerstört, sie schmolzen und die Pflanze fing an einzugehen. Als Gegenversuch wurden zwei andere Kürbispflanzen beobachtet, deren eine in reinem Wasser, die andere in alkalischem stand; das letztere enthielt auf einem Liter Wasser nur 5 Tropfen einer konzentrirten Kalilösung; dieses geringe Quantum von Kali bewirkte eine Retardation, welche am ersten Tage schon auf 40 Proz. stieg.

### Versuch 10.

Eine Reihe von jungen Kürbispflanzen wurde in ähnlicher Weise behandelt wie die Maispflanzen des 8. Versuchs, das Resultat war im Allgemeinen dasselbe, weshalb ich die Anführung der Einzelheiten hier übergehe, um nicht allzuviel Zahlen zu häufen.

Ich glaube, die vorausgehenden Versuche berechtigen zu dem allgemein hingestellten Satz, dass Salpeter, schwefelsaures Ammoniak, Gyps und Kochsalz die Wasseraufnahme der Wurzeln und dem entsprechend die Transpiration in hohem Grade verlangsamen, sowohl wenn sie für sich allein, als in Gemeinschaft mit den im Wasser aufgelösten übrigen Nahrungsstoffen auf die Wurzeln einwirken und dabei in einem Quantum zugegen sind, welches auf den Vegetationsprozess nicht störend einwirkt.

Es ist offenbar, dass im Laufe einer ganzen Vegetationsperiode dieser rein physikalische Einfluss der genannten Stoffe eine hohe Bedeutung gewinnen muss in Bezug auf den ganzen Lebensprozess der Pflanzen. Denn da die Transpiration der Hebel aller Bewegungen innerhalb der Pflanzen ist, da mit der Geschwindigkeit der Ausdünstung auch die Geschwindigkeit des aufsteigenden Saftes proportional ist, da ferner die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch die Wurzeln im gewissen Sinne proportional ist der Nahrungsaufnahme aus dem Boden und zugleich die Saftbewegung innerhalb der Zellen mit in den Assimilationsprozess eingreift, um ihn zu fördern oder zu stören, so wird es hinlänglich einleuchten, dass die im Bodenwasser aufgelösten Stoffe nicht nur dadurch wirksam sind, dass sie in den Bau der Organe als integrierende Theile eintreten, d. h. dass sie nicht bloss als Nahrungsstoffe fungiren, sondern auch indirekt Einfluss nehmen auf den Vegetations-

prozess, indem sie einen regulirenden Effekt auf alle übrigen Funktionen der Pflanze äussern.

Vor Allem möchte ich auf zwei Folgerungen aus den obigen Versuchen besonderes Gewicht legen: einmal nämlich wirken die im Boden gelösten Salze konservirend auf die Bodenfeuchtigkeit ein und schützen somit die Pflanzen vor frühzeitigem Wassermangel, andererseits muss man die Retardation der Saftbewegung innerhalb der Pflanzen, welche von jenen Salzen bewirkt wird, als einen die Vegetation begünstigenden Einfluss betrachten.

Denken wir uns z. B. zwei gleich grosse Stücke Feld, beide dicht mit Pflanzen derselben Art bedeckt, so dicht, dass der Boden völlig unsichtbar wird. In diesem Falle können wir die aus dem Boden selbst unmittelbar entweichende Feuchtigkeit vernachlässigen; fast alles im Boden enthaltene Wasser wird seinen Weg durch die Wurzeln nehmen, den Blättern zugeführt und dort in die Luft ausgehaucht werden. Enthält nun der Boden des einen Feldes z. B. Koehsalz, das andere nicht, so kann unter Umständen das mit Koehsalz gedüngte Feld doppelt so lange feucht bleiben, als das ungedüngte. Wenn z. B. jedes Feldstück 1000 Pfd. Wasser durch Regen zugeführt bekommt, so können diese 1000 Pfd. auf dem ungedüngten Felde binnen 10 Tagen durch die Pflanzen aufgenommen und in die Atmosphäre ausgedünstet werden; ist nun das andere Feld mit 10 Pfd. Koehsalz gedüngt worden, dann wird dieses nach 10 Tagen noch beinahe 500 Pfd. Wasser im Boden enthalten, während jenes schon völlig trocken geworden ist, denn ein Versuch mit Koehsalz zeigte, dass nach 14 Tagen die damit gedüngte Pflanze nur 57,2 g, die ungedüngte dagegen 110,8 g aufgenommen und abgegeben hatte, wobei auf 100 Theile Bodenwasser ein Theil Koehsalz kam; nachdem die ungedüngte durch Wassermangel zu welken anfang und aufgehört hatte zu wachsen, blieb die mit dem Salz noch lange frisch und wuchs rüstig und gesund weiter, so dass sie jene bedeutend überholte. Dieser mässigende, regulirende Einfluss des Salzes wird sich natürlich dann am wohlthätigsten erweisen, wenn lange dauernder Sonnenschein und trockene Winde die Blätter zu starker Transpiration anregen, so dass die Pflanzen in 10 Tagen das verdampfen, was vielleicht auf 20 Tage genügen kann, wenn der retardirende Einfluss an den Wurzeln hinreicht, um jener hastigen Bewegung, welche von den Blättern ausgeht, zum Theil zu widerstehen.

Es wäre wohl möglich, dass gerade das Koehsalz und der Gyps in dieser Weise günstig auf die Vegetation einwirkten, da einerseits diese beiden Stoffe als Nahrungsmittel von untergeordneter Bedeutung sind, und andererseits ihre retardive Kraft besonders gross zu sein scheint; auch würde sich hiermit der Umstand erklären, dass die Wirkungsweise dieser beiden Stoffe als Düngmittel in verschiedenen Gegenden eine so verschiedene ist. Wenn man bedenkt, mit wie vielen Schwierigkeiten die Chemiker zu kämpfen haben,



um die oft so günstige und häufig so schädliche Wirkung des Kochsalzes zu erklären, insofern es sich hier um rein chemische Prozesse handelt, so dürfte es um so passender sein, die hier nachgewiesene physikalische Eigenschaft des Salzes höher in Anschlag zu bringen. Es ist gewiss nicht gleichgültig für den ganzen Lebensprozess der Pflanze, ob sie häufig einer übermässigen Transpiration unterliegt, um dann ebenso häufig an Wassermangel zu leiden, oder ob sie in einem gleichmässigen Takt ein mässiges Quantum, aber ununterbrochen, ausdünstet. Man muss sich hierbei erinnern, dass das ganze Wasserquantum, welches von der oft sehr grossen Blattfläche abdunstet, durch den meist sehr kleinen Querschnitt des Stengels hindurchgehen muss, um von den Wurzeln aus zu den Blättern hinaufzusteigen. Da wir noch nicht genau wissen, welche Zellen des Stengels diese aufsteigende Leitung übernehmen, so ist es auch nicht möglich, die wahre Geschwindigkeit, womit dass aufsteigende Wasser sich bewegt, anzugeben; aber selbst wenn man den ganzen Querschnitt, d. h. alle Zellen des Stengels als Saftleiter betrachtet, wobei man natürlich das Minimum der möglichen Geschwindigkeit bekommt, so ist doch in vielen Fällen auch dieses Minimum schon überraschend gross. So kann ich nach einer Schätzung die Geschwindigkeit, womit das Wasser in einer ausgewachsenen Maispflanze aufsteigt, bei Sonnenschein und feuchtem Boden auf mehr als einen Fuss in der Stunde annehmen; eine junge Tabakpflanze mit 6 Blättern kann bei feuchtem Boden und Sonnenschein in einer Stunde 10 g Wasser durch ihren Stamm hindurchleiten, dessen Querschnitt etwa  $\frac{1}{2}$  qcm beträgt, folglich mit einer Geschwindigkeit, die wenigstens 20 cm pr. Stunde beträgt, und wenn man nur das Holz als leitend betrachtet, füglich auf's Doppelte, auf 40 cm, steigt<sup>1)</sup>.

Nachdem es einmal feststand, dass die löslichen Salze im Boden retardirend auf die Transpiration einwirken, lag die Vermuthung nahe, dass auch die blosse Adhäsion des Wassers an dem Boden eine ähnliche Wirkung hervorbringen müsse. Die verschiedenen Bodenarten halten das Wasser mit verschiedener Kraft fest, offenbar müssen die aufsaugenden Wurzeloberflächen diese Kraft überwinden, und voraussichtlich wird die Aufsaugung um so langsamer stattfinden, je fester das Wasser dem Boden anhängt. Zunächst wird hierbei die Qualität des Bodens, ob er bindig, locker, sandig, humos ist, zu berücksichtigen sein, aber auch innerhalb desselben Bodens werden sich

1) Die hier folgenden Betrachtungen, welche in der Originalabhandlung zwei Seiten einnehmen und die Schädlichkeit allzuausgiebiger Transpiration darthun, übergehe ich hier, da in neuerer Zeit gerade über diesen Punkt viel gearbeitet worden ist. Die neueren Biologen haben dabei allerdings wenig oder keine Rücksicht auf meine ausgedehnten, den Salzgehalt des Bodens betreffenden Untersuchungen genommen. Zusatz 1892.

die den Wurzeln entgegenstehenden Adhäsionskräfte bedeutend ändern, je nachdem mehr oder weniger Wasser vorhanden ist; in einem mit Wasser gesättigten Boden sind die Wassertheilchen mit sehr verschiedener Kraft gebunden; wir können uns im Zustande der Sättigung jedes Bodentheilchen mit einer Wasserhülle von gewisser Dicke umgeben denken; diese Hülle müssen wir uns wieder aus sehr vielen Schichten bestehend denken; die den festen Kern zunächst umgebenden Schichten werden nach den allgemeinen Anziehungsgesetzen am festesten gehalten, und je weiter eine Schicht nach aussen liegt, um so weniger wird sie angezogen, bis endlich an der äussersten Grenze der Wasserhülle des Bodenpartikels die anziehende Kraft beinahe Null wird. Diese Anziehung des Wassers zu den Bodentheilchen wird offenbar mit der Grösse und Gestalt der letzteren sich ändern; dazu kommt noch die Quellungsfähigkeit der organischen Reste, welche den humosen Boden zusammensetzen; ein Theil des im Humus enthaltenen Wassers ist nicht um und zwischen die Partikel gelagert, sondern in ihre molekularen Poren eingedrungen, und wird dort offenbar mit grösserer Kraft festgehalten.

Da ich erst im Laufe meiner oben beschriebenen Untersuchungen auf diesen Gegenstand aufmerksam wurde, so kann ich hier nur einstweilen einige vorläufige Versuche mittheilen, die aber im Stande sind, unsere Aufmerksamkeit diesem Theil der Bodenkunde zuzuwenden.

#### Versuch 11.

Zwei Tabakpflanzen, jede mit vier gesunden Blättern, und einander so ähnlich, als irgend wünschenswerth, wurden zum Versuch ausgewählt. Ihre Wurzeln wurden sorgfältig gereinigt; sodann wurde die eine in grobkörnigen Kiessand, die andere in gelben Lehm eingesetzt. Die Gefässe waren von Glas und gleich gross; um den Lehm auf ähnliche Weise wie den Sand einfüllen zu können, wurde er vorher so ausgetrocknet, dass er sich zu einem ziemlich feinkörnigen Pulver zerreiben liess. Nach dem Einsetzen blieben die Pflanzen fünfzehn Tang lang stehen, um sich neu zu bewurzeln; vor Beginn des Versuchs wurde der Sand und Lehm so lange mit Wasser begossen, bis es am Bodenloch der Gefässe durchlief; nachdem es aufgehört hatte hindurchzulaufen, wurden die Oeffnungen verkorkt und die Gefässe oben mit halbirten Glasdeckeln luftdicht verschlossen. Es wurde dafür gesorgt, dass die beiden Pflanzen während der Versuchszeit immer gleiche Beleuchtung hatten.

#### Versuch 12.

Zwei andere Tabakpflanzen, etwa dreimal so gross als die vorigen, unter sich von gleichem Wuchse, wurden ebenso die eine in Sand, die andere in Lehm gepflanzt. Versuch 12 ist demnach als eine Wiederholung von 11 zu betrachten, nur mit dem Unterschied, dass hier ältere und grössere

Tabelle 9.

Tabak in Sand und Lehm.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Aus- dunstung beeinflussen.	Gewichtsverlust = Trans- piration — aufgesogenes Wasser in Grammen.		Verhältniss, wenn Trans- piration im Sande = 100.	Differenz, wenn die Transspir. im Sande = 100.	Anmerkungen.
			Im Sand.	Im Lehm.			
30./8. 9 U. früh		19° R. 3 Stunden Sonne 17,90	2,8	6,3	100:225	+ 25	
30./8. 6 U. Abends	Tag						
31./8. 8 U. früh	Nacht		1,5	2,7	100:180	+ 80	
1./9. 8 U. früh	Tag u. Nacht	15,92 keine Sonne	3,2	4,7	100:147	+ 47	
4./9. 8 U. früh	3 Tg. u. Nächte	15,90 trüb	36,5	39,6	100:108,5	+ 8,5	
5./9. 8 U. früh	Tag u. Nacht	14,01 trüb	7,5	5,9	100:78,7	— 21,3	
6./9. 8 U. früh	Tag u. Nacht	14,90 Regen	5,7	4,0	100:70,2	— 29,8	
6. 9. 4 U. Abends	Tag	14,95 5 Stunden Sonne	12,6	10,3	100:81,7	— 18,3	
7./9. 8 U. früh	Nacht	14,95 hell	4,6	3,3	100:67,4	— 32,6	
7./9. 12 U. Mittags	Vormittag	3 Stunden Sonne	8,2	8,0	100:97,5	— 2,5	
7./9. 4 U. Abends	Nachmittag	14,95 Regen	0,9	0,7	100:77,7	— 22,3	
8./9. 8 U. früh	Nacht	13,95 Regen	2,4	2,2	100:91,7	— 8,3	
8./9. 12 U. Mittags	Vormittag	14,95 3 Stunden Sonne	4,8	5,8	100:120,8	+ 20,8	
9./9. 8 U. früh	Nachm. u. Nacht	14,92 hell	1,9	2,5	100:131,6	+ 31,6	Die Pflanzen haben nie-
9./9. 6 U. Abends	Tag	14,96 2 Stunden Sonne	5,7	7,7	100:135	+ 35	mals gewelkt und jede
10./9. 8 U. früh	Nacht	14,90 trüb	0,7	1,2	100:171	+ 71	ein neues Blatt entfaltet.
10./9. 12 U. Mittags	Vormittag	13,98 Regen	1,0	1,6	100:160	+ 60	
10./9. 5 U. Abends	Nachmittag	14,96 trüb	0,8	1,1	100:138	+ 38	
11./9. 7 U. früh	Nacht	13,98 hell	0,7	1,1	100:157	+ 57	
		Summe =	101,5	108,7			



Tabelle 10.

Tabak in Sand und Lehm.

Tag und Stunde der Wägung.	Tageszeit zwischen zwei Wägungen.	Umstände, welche die Trans- piration beeinflussen.	Gewichtsverlust = Trans- piration Wasserauf- nahme in Gramm.	Verhältniss der Transpiration, wenn die im Sand 100.	Differenz, wenn die Transpiration im Sand = 100	
4./9. 10 Uhr früh		15 <sup>0</sup> R.	Im Sand	Im Lehm.		
5./9. 8 Uhr früh	Tag und Nacht	14 <sup>0</sup> trüb	8,8	10,7	100:126	+ 26
5./9. 6 Uhr Abends	Tag	14 <sup>0</sup> Regen	4,5	5,4	100:120	+ 20
6./9. 8 Uhr früh	Nacht	14 <sup>0</sup> hell	4,0	7,4	100:185	+ 85
6./9. 4 Uhr Abends	Tag	14,05 5 Stunden Sonne	33,0	35,5	100:108	+ 8
7./9. 8 Uhr früh	Nacht	14,05	10,2	13,8	100:135,3	+ 35,3
7./9. 12 Uhr Mittags	Vormittag	15 <sup>0</sup> 3 Stunden Sonne	29,3	25,9	100:84,9	— 15,1
7./9. 8 Uhr Abends	Nachmittag	14,05 Regen	6,0	6,7	100:111,7	+ 11,7
8./9. 8 Uhr früh	Nacht	13,05 Regen	11,1	14 1	100:127	+ 27
8./9. 12 Uhr Mittags	Vormittag	14,05 3 Stunden Sonne	18,1	22,1	100:122	+ 22
9./9. 8 Uhr früh	Nachmittag u. Nacht	14 <sup>0</sup>	14,3	19,7	100:130,7	+ 30,7
9./9. 6 Uhr Abends	Tag	14,06 3 Stunden Sonne	26,7	26,7	100:100	0
10./9. 8 Uhr früh	Nacht	14 <sup>0</sup>	3,7	6,0	100:162,1	+ 62,1
10./8. 12 Uhr Mittags	Vormittag	13,08 Regen	1,8	2,5	100:138,8	+ 38,8
10./9. 5 Uhr Abends	Nachmittag	14,06 trüb	1,3	2,2	100:169,2	+ 69,2
11./9. 7 Uhr früh	Nacht	13,08 hell	2,6	3,7	100:142,3	+ 42,3
Summe =			175,4	190,4		

Pflanzen angewendet wurden, wobei die von den Blättern ausgehende Anregung zur Transpiration vermehrt ist.

Die beiden Tabellen stimmen darin überein, dass sowohl im Ganzen als auch bei der Mehrzahl der einzelnen Wägungen die Pflanze im Lehm mehr Wasser aufgenommen und ausgedunstet hat, als die im Sande. Im Allgemeinen findet also im Lehm eine Beschleunigung der Transpiration statt, im Verhältniss zum Sand. Auch hier finden wir wieder jene nivellirende Anregung der direkten Sonnenstrahlen, wenn sie auch nicht so deutlich hervortritt, wie bei den Salzzusätzen. So sehen wir in Tabelle 10 die Differenz bei Sonnenschein (am 6./9). auf 8 Proz. herabsinken, während sie in der vorhergehenden Nacht 85 Proz. betrug und in der folgenden Nacht auf 35 Proz. steigt, ebenso ist die Differenz am 9./9. bei Sonnenschein Null, vorher 31 Proz., nachher 62 Proz. Die Anregung, welche die Blätter durch den Sonnenschein erfahren, pflanzt sich bis zu den Wurzeln fort und hilft dort den Widerstand überwinden, welcher durch die Adhäsion des Wassers zum Sand entsteht.

Eigenthümlich ist es, dass die Transpiration der im Sande eingewurzelten Pflanzen zuweilen stärker wird, da sie doch im Allgemeinen im Lehm überwiegt. Erst zahlreichere Versuche werden über dieses Verhalten Aufschluss geben, jedoch dürfte hier eine Vermuthung über die Ursache nicht am unrechten Orte sein. Anfangs, wo beide Bodenarten mit Wasser gesättigt sind, entziehen die Wurzeln dem Lehm ein bedeutend grösseres Wasserquantum, als dem Sande. Bei schneller Aufsaugung können wir uns denken, dass um jede Wurzelfaser herum die zunächst liegende Sand- oder Lehm-Schicht ihr Wasser an jene abgibt und daher selbst relativ trocken wird; es kommt nun darauf an, dass die entfernteren Bodentheile der ausgesogenen Schicht sogleich wieder neues Wasser zuführen, um die Wurzeln damit zu speisen. Geschieht diese Zuführung des Wassers von den entfernteren Bodentheilen langsam, so werden die Wurzelfasern unterdessen aus der trocken gewordenen Umgebung nur wenig und schwierig aufnehmen können, es wird also eine Retardation stattfinden, wie es in beiden Tabellen durch die negativen Differenzen angedeutet ist. In der That wird diese Vermuthung zur Wahrscheinlichkeit, wenn man trockenen Sand und trockenen Lehm mit Wasser übergiesst, und bemerkt, wie schnell sich im Sand das Wasser nach allen Richtungen ausbreitet, während es im Lehm lange Zeit braucht, um von Schicht zu Schicht einzubringen. Wir müssen uns das Wasser im Boden, welcher Pflanzenwurzeln enthält, in immerwährender Bewegung denken, eine Bewegung, welche durch das gestörte hygroskopische Gleichgewicht eintritt. Wir können alles Wasser in einem gesättigten Boden als hygroskopisches Wasser bezeichnen, d. h. als solches, welches von den Flächenanziehungen beherrscht ist. Die im Boden verlaufenden Wurzeln wirken stärker hygroskopisch, als der Boden, sie entziehen den nächsten Theilen ihr Wasser, dadurch werden diese ihrerseits

angeregt, den entfernteren Bodentheilen auf hygroskopischem Wege einen Theil ihres Wassers zu nehmen, und da die Wurzeln fortwährend thätig sind, so wird auch eine immerwährende Strömung des hygroskopischen Wassers von den entfernteren Bodentheilen zu den Wurzeln hin stattfinden. Hierdurch erklärt es sich, dass, wenn in einem grossen, mit Erde gefüllten Gefäss nur wenige Wurzelfasern verlaufen, dennoch die ganze Bodenmasse beinahe zu gleicher Zeit troeken wird, obwohl nur in der Nähe der Wurzeln das Wasser weggeführt wird. Es ist aber natürlich, dass in verschiedenem Boden die Geschwindigkeit dieser hygroskopischen Ausgleichung eine sehr verschiedene sein kann und dass sie, wie die obigen Tabellen lehren, einen wesentlichen Einfluss auf den regelmässigen Gang der Transpiration nehmen kann. Die Sache wird aber dadurch noch komplizirter, dass sämtliche Schichten immer wasserwärmer werden, wobei sich die Flächenwirkungen ändern. Auch dies macht sich wieder in der Transpiration geltend: Auf Tabelle 9 finden wir, dass die Transpiration im Sande, nachdem sie eine Zeitlang stärker gewesen als im Lehm, wieder schwächer wird, als in diesem; diese Erscheinung erklärt sich einfach daraus, dass durch die stärkere Verdampfung im Sand dieser auch schneller troeken wurde, der Lehm blieb nasser und kann nun auch mehr Wasser an die Pflanze abgeben.

Aus dem Allen ergibt sich, dass der Gang der Transpiration im Lehm ein mehr gleichförmiger ist als im Sande. Das Wasser wird vom Sande mit sehr geringer Kraft festgehalten und die Wurzeln können jeder Anregung zur Wasseraufnahme Folge leisten; der Lehm dagegen hält das Wasser stärker zurück, die zu starker Aufnahme angeregten Wurzeln können nicht beliebig rasch einsaugen, dafür aber finden sie auch dann, wenn die Anregung von oben aus fehlt, im Boden selbst eine grössere Anregung zur Aufnahme. Diese letztere scheint daher zu rühren, dass der Lehm sich viel stätiger an alle Theile der Wurzeloberfläche anlegt, als der Sand, der die Wurzel nur an einzelnen Punkten berührt. Dieser Unterschied wäre beinahe gleichgültig, wenn die Zwischenräume der beiden Bodenarten mit Wasser erfüllt wären, aber das ist in einem vegetationsfähigen Boden nicht der Fall, der letztere darf nur hygroskopisches Wasser enthalten (die Sumpf- und Wasserpflanzen unterscheiden sich eben dadurch von den Landpflanzen, dass sie in einem Boden stehen, der nicht bloss hygroskopisches, sondern auch freies, flüssiges Wasser enthält) und dann wird natürlich die Wurzel nur so viel Berührungspunkte mit dem Wasser haben, als sie Bodentheile berührt. Man könnte hierbei noch der Vermuthung Raum geben, dass die Wurzeln auch die Fähigkeit haben könnten, Wasserdampf aus den Zwischenräumen des Bodens zu absorbiren, um ihre Ausdünstung damit zu decken. Obwohl dies möglich ist, scheint doch nach mehreren Versuchen, die ich hierüber anstellte, keine Wahrscheinlichkeit dafür zu sein.

Die Kraft, womit die Wurzeloberflächen das hygroskopische Boden-



wasser an sich ziehen, ist werth, Gegenstand besonderer Untersuchungen zu werden. Es liegt, nach dem Stande unserer jetzigen Kenntnisse, etwas durchaus Räthselhaftes darin, dass die mit Wasser dicht angefüllten Wurzelzellen dem oft sehr trockenen Boden noch immer Wasser entziehen. Wir kennen kein anderes Beispiel in der Natur, wo ein völlig mit Wasser durchtränkter Körper einem anderen sehr wasserarmen Körper noch immer Feuchtigkeit entzieht. Es ist überraschend zu sehen, dass eine Pflanze in wenig Stunden 30—40 g Wasser aus einem halben Kilogramm Erde zieht, welche sich in einem Zustande so hoher Trockenheit befindet, dass man sie zu Staub zerreiben kann.

Wenn man das Verhältniss der Pflanze zu dem Bodenwasser kennen lernen will, so genügt es nicht, zu wissen, wieviel Wasser eine bestimmte Bodenart aufnehmen kann, wir müssen vielmehr wissen, ob und wieviel die Pflanze davon aufnehmen kann. Es handelt sich hier aber zunächst um den Weg, den man einschlagen muss, um zu erfahren, wieviel von dem im Boden enthaltenden Wasser für die Pflanze disponibel ist. Einstweilen dürfte folgende Methode hinreichend sein, um zu bestimmen, bis zu welchem Grade die Wurzeln die Fähigkeit haben, das Bodenwasser an sich zu ziehen, und um andererseits das Verhalten verschiedener Bodenarten in dieser Beziehung zu prüfen. Man muss zu diesem Zwecke denjenigen Feuchtigkeitsgrad des Bodens aufsuchen, wo die Pflanze nicht mehr im Stande ist, ihm das Minimum ihres Bedürfnisses zu entziehen, wo die Wurzeln im Boden nicht mehr so viel aufnehmen können, um auch die geringste Verdunstung der Blätter dadurch zu ersetzen. Dies findet dann statt, wenn die Blätter in einer sehr feuchten Atmosphäre selbst bei Nacht noch welken. Das Welken bei Tage und in trockener Luft beweist nur, dass die Blätter mehr ausgeben, als die Wurzeln in derselben Zeit aufnehmen können, es beweist aber nicht, ob die Wurzeln gar nichts mehr aufnehmen können; bei starkem Sonnenschein können die Blätter welken, auch wenn die Wurzeln sehr viel aufnehmen und in sehr feuchtem Boden stehen. Wenn dagegen die Blätter welken bei feuchter Luft und bei Lichtmangel, wo ihre Transpiration beinahe Null ist, dann beweist das, dass die Wurzeln nicht einmal dieses geringe Quantum aufnehmen können, und dass, wenn die Pflanze mehr bedürfte, sie nur um so grösseren Mangel leiden würde. Wenn sich die Pflanze in diesem Zustande befindet, so kann der Boden noch ziemlich bedeutende Wassermengen enthalten, je nach seiner Natur mehr oder weniger. So fand ich, dass eine Tabakpflanze zu welken anfangt, als der Boden (ein Gemenge von schwarzem Buchenhumus und Sand) noch 12,3 Proz. seines Gewichts (bei 100° C. getrocknet) Wasser enthielt. Dieser Boden bei 100° C. getrocknet, konnte aber auf 100 Gewichtstheile 46 Theile Wasser festhalten; mithin waren in dem genannten Boden von den 46 Proz. seines höchsten Wassergehaltes nur  $46 - 12,3 = 33,7$  Proz. für die Tabakpflanze disponibel. Die noch

vorhandenen 12,3 Proz. waren so fest gehalten, dass die Wurzeln sie nicht mehr an sich ziehen konnten.

Eine andere ebenso gesunde Tabakpflanze wurde in einer regnerischen Nacht welk, als ihr Boden (Lehm) noch 8 Proz. Wasser enthielt. 100 g dieses Lehms bei  $100^{\circ}$  C. getrocknet, hatten die Fähigkeit, 52,1 g Wasser festzuhalten; demnach sind an dem im Lehm enthaltenen Wassermaximum nur  $52,1 - 8 = 44,1$  für den Tabak disponibel.

Bei derselben Temperatur welkte eine gleiche Tabakpflanze in einer regnerischen Nacht im Sande (grobkörniger Quarz), welcher noch in 100 Gewichtstheilen 1,5 Theil Wasser enthielt. Dieser bei  $100^{\circ}$  C. getrocknete Sand nahm 20,8 Proz. Wasser auf; demnach ist von dem Wassermaximum dieses Sandes nur  $20,8 - 1,5 = 19,3$  Proz. für die Pflanze disponibel.

Diese Beispiele werden einstweilen genügen, um zu zeigen, dass die Sättigungs-Kapazität eines Bodens noch nicht darüber belehrt, wieviel Wasser eine bestimmte Pflanze demselben entziehen kann. Die Sättigungs-Kapazitäten des sandigen Buchenhumus, des Lehms und des reinen Quarzsandes verhalten sich nach Obigem wie 46 : 52,1 : 20,8; dagegen verhalten sich die für die Pflanzen disponibeln Wassermengen wie 33,7 : 44,1 : 19,3; und die Kraft, womit das Wasser festgehalten wird und welche die Saugkraft der Wurzeln nicht überwinden kann, verhält sich wie 12,3 : 8 : 1,5.

Wenn man nun bedenkt, dass bei dem Verhältniss der Pflanze zum Bodenwasser nicht nur das disponible Quantum desselben in Anschlag kommt, sondern eben so sehr die Geschwindigkeit, womit die hygroskopischen Störungen sich ausgleichen, dass davon die Transpiration in hohem Grade beeinflusst wird und durch diese der ganze Vegetationsprozess, so zeigt sich, wie kompliziert der Zusammenhang zwischen Boden und Wasser und Pflanze ist, und dass, wenn es auf praktische Würdigung dieser Verhältnisse ankommt, theoretisch gar nichts allgemein Gültiges gesagt werden kann.

Bei Untersuchungen der eben genannten Art würde man aber besser thun, die Wasser-Kapazität, das disponible Wasser und den Rückstand lieber auf das Volumen des Bodens zu beziehen, statt auf das Gewicht, denn es ist für das Gedeihen der Pflanze wichtiger, das ihre Wurzeln den nöthigen Raum zur Ausbreitung finden, als dass in diesem Raum eine bestimmte Gewichtsmenge enthalten sei.

Man findet in der Literatur allgemein grosses Gewicht gelegt auf die Fähigkeit verschiedener Bodenarten, den Wasserdampf aus der Atmosphäre an sich zu ziehen, um den Pflanzen eine Quelle der Feuchtigkeit zu eröffnen. Auch hier muss man sich zunächst die Frage vorlegen, ob denn dieses Wasser den Pflanzen auch in der That zu Statten komme. Um mich wenigstens über das Verfahren, welches man hier einzuschlagen hat, zu unterrichten, liess ich eine in sehr bindiger Ackererde in einem porösen Blumentopf stehende junge Pflanze von *Phaseolus multiflorus* mit drei Blättern so lange

ohne zu giessen stehen, bis der Boden völlig lufttrocken geworden war und die Blätter zu welken anfangen. Der Boden eines hohen und geräumigen Glaszylinders wurde dann mit einer niedrigen Wasserschicht bedeckt, in die Mitte desselben ein umgekehrtes hohes Beeherglas gestellt, auf dessen nach oben stehendem Boden sodann der Blumentopf zu stehen kam. Darauf wurde die obere Oeffnung des Cylinders mit einem halbirten Glasdeckel verschlossen, so dass nur der dünne Stengel der Pflanze durch das zentrale Loch des Deckels hindurchging. So stand der Blumentopf mit der Erde und den Wurzeln in einem mit Wasserdampf beinahe gesättigten Raume, ohne jemals flüssiges Wasser zu erhalten, während die Blätter in der freien Luft standen. Es kam nun darauf an, ob der Boden so viel Wasserdampf kondensiren würde, um den Wurzeln dasjenige zuzuführen, was die Blätter in die freie Luft hinaus hauchten. Das geschah in der That, denn die schon gewelkten Blätter wurden nicht nur wieder frisch, sondern sie blieben binnen zwei Monaten (Juni und Juli) turgeseent, ohne zu welken. Demnach hatte der bindige und immer troeken aussehende Boden soviel Wasserdampf aufgenommen, um die Transspiration der Blätter zu ersetzen; jedoch fand dabei keine weitere Entfaltung statt, die vorhandenen Blätter blieben gesund, aber es erschien kein neues. Ein ähnliches, doch minder günstiges Resultat erhielt ich bei einer Tabakpflanze mit drei grossen Blättern; auch sie erhielt sich längere Zeit vermöge der blossen Absorption von Wasserdampf durch den Boden frisch, während eine daneben stehende gleiche Pflanze öfter welkte und begossen werden musste. Obgleich der Boden in diesem Falle aus reinem Buchenhumus bestand, war doch das Resultat minder günstig als im ersten Falle, während man von der grossen Absorptionsfähigkeit des Humus mehr hätte erwarten können. Auch hier werden nur zahlreiche Versuche mit lebendigen Pflanzen den vorhandenen und oft wiederholten Zahlenreihen über die Wasserabsorption des Bodens einen bestimmten und klaren Sinn verleihen. Wie vag und unbestimmt unsere Vorstellungen über das, was man gewöhnlich die physikalischen Eigenschaften des Bodens nennt, noch sind, das zeigt sich besonders in Bezug auf die Erwärmungsfähigkeit der Bodenarten. Die Praxis hat längst über die wohlthätige Wirkung eines warmen Bodens entschieden, worin aber diese Wirkung besteht, ist noch unbekannt. Allerdings wissen wir, dass die im Boden enthaltenen Salze in höherem Grade löslich werden mit steigender Temperatur, und im Allgemeinen wird auch der Satz, dass eine erhöhte Temperatur die Vegetation begünstigt, auf die Wurzeln anwendbar sein; aber diese Vorstellungen sind sehr unbestimmt. Auch hier ist die Beobachtung der Transspiration geeignet, uns Aufklärung zu schaffen. Eine in diesem Sinne angestellte Versuchsreihe zeigte mir, dass mit der Bodentemperatur die Energie der Blattthätigkeit bedeutend wächst.



## Versuch 13.

Zwei Tabakpflanzen mit je sechs Blättern, völlig gesund und von gleichem Wuchs, wurden in zwei gleiche Glasgefässe eingesetzt; der Boden, ein humoser, grobkörniger Sand, wurde, nachdem die Pflanzen sich in demselben arrangirt hatten, mit Wasser gesättigt und darauf durch halbirte Deckel die Gefässe abgeschlossen, dass nur durch die Pflanze selbst Wasser entweichen konnte. Das eine Gefäss wurde bis 1 Zoll unter den oberen Rand in Wasser gesetzt; das andere wurde ebenso mit Sand umgeben, der sich in einem eisernen Gefäss befand, welches von einem zweiten Gefäss so umgeben ist, dass der Zwischenraum zwischen beiden mit Wasser gefüllt werden kann, den man durch eine untergesetzte Lampe erwärmen kann (Figur 3). So erwärmt sich der Sand, welcher den gläsernen Blumentopf umgiebt, ziemlich gleichmässig und theilt seine Temperatur dem gläsernen Blumentopfe mit. Um die Blätter, welche über dem Apparate sich ausbreiten, vor der aufsteigenden warmen Luft zu schützen, ist der erwärmte Sand durch einen halbirten Holzdeckel, welcher nur den Tabakstengel hindurchlässt, überdeckt. Wesentlich ist es hier, dass der gläserne Blumentopf allseitig gut und fest verschlossen sei, um auch einem stärkeren Dampfdruck zu widerstehen. Von Zeit zu Zeit wurden die Blumentöpfe herausgenommen und gut abgetrocknet und gereinigt und dann gewogen; der Gewichtsverlust konnte nach der ganzen Einrichtung nur transspirirtes Wasser sein. Die Apparate standen immer im Schatten, die Lufttemperatur war für beide Pflanzen (d. h. für ihre Blätter) dieselbe, nur die Wurzeln hatten verschiedene Temperatur. Den im Wasser stehende Blumentopf bezeichne ich mit Nr. I, den im erwärmten Sande mit Nr. II.

Zuerst wurden die Pflanzen auf ihre Verdunstung bei gleicher Bodentemperatur untersucht, Nr. I verhielt sich zu Nr. II wie 13,3 zu 11,1. Darauf kam Nr. I in das Wasser, Nr. II in den warmen Sand.

Vom 27. August 11 U. Mitt. bis 28./8. 8 U. fr. (Luft  $19,5^{\circ}$  R. bis  $19,0^{\circ}$ ) war die

Verdunstung bei Nr. I 11,2 g (bei  $18^{\circ}$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 11,4 „ „  $24^{\circ}$  „

Vom 28./8. 8 U. fr. bis 29./8. 8 U. fr. (Luft  $19^{\circ}$  R.) war die

Verdunstung bei Nr. I 10,0 g (bei  $19^{\circ}$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 15,5 „ „  $25^{\circ}$ — $33^{\circ}$  „

Vom 29./8. 11 U. fr. bis 30./8. 8 U. fr. (Luft  $18,5^{\circ}$ ) war die

Verdunstung bei Nr. I 6,5 g (bei  $17,5^{\circ}$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 9,0 „ „  $24^{\circ}$  „

Vom 30./8. 8 U. fr. bis 30./8. 6 U. Abd. (Luft  $19^{\circ}$ ) war die

Verdunstung bei Nr. I 8,6 g (bei  $19^{\circ}$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 11,5 „ „  $34^{\circ}$  „

Vom 31./8. 8 U. fr. bis 1./9. 8 U. fr. (Luft  $16^0$ ) war die  
 Verdunstung bei Nr. I 13,4 g (bei  $15^0$  Bodentemperatur).  
 „ „ „ II 15,7 „ „  $34^0-21^0$  „

Ausserhalb der Apparate, bei  $15^0$ , vom 1./9. 8 U. fr. bis 4./9.  
 9 U. fr. war die

Verdunstung bei Nr. I 53,8 g } bei ausgeglichener Boden-  
 „ „ „ II 46,0 „ } temperatur.

Vom 5./9. 8 U. fr. bis 5./9. 6 U. Abd. (bei  $14^0$  Lufttemperatur Regen)  
 war die

Verdunstung bei Nr. I 5,6 g (bei  $13^0$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 6,8 „ „  $27,3^0$  „

Vom 5./9. 6 U. Abd. bis 6./9. 8 U. fr. (bei  $14^0$  Lufttemp.) war die

Verdunstung bei Nr. I 4,6 g (bei  $13^0$  Bodentemperatur).

„ „ „ II 5,6 g „  $30^0-20^0$  „

Diese Reihe von Messungen zeigt ganz konstant eine beträchtliche  
 Acceleration der Transpiration durch erhöhte Bodentemperatur, die noch  
 etwas höher ist als die angeführten Zahlen, da bei gleicher Bodentemperatur  
 die erwärmte Pflanze weniger ausdünstete.

Da es grosse Schwierigkeiten bietet, während einer bestimmten Zeit die  
 Bodentemperatur konstant zu erhalten, so kann man aus diesen wenigen  
 Bestimmungen noch nichts angeben für das Verhältniss, in welchem die  
 Acceleration zu der Temperaturerhöhung steht.

Aber so viel geht doch schon aus diesen Wägungen hervor, dass die  
 Bodentemperatur auf die Saftbewegung innerhalb der Pflanzen einwirkt, und  
 wir haben somit wenigstens Eine bestimmte Vorstellung über das Verhältniss  
 der Bodentemperatur zum Vegetationsprozess gewonnen.

Tharandt, den 25. September 1859.

## XX.

### Quellungserscheinungen an Hölzern.

1859 bis 1860.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1860, No. 29, 30.)

Viele Hölzer, vielleicht alle, zeigen die Eigenschaft, dass sich ihre Wasser haltende Kraft mit der Temperatur ändert. Frische Holzstücke, welche ihr gewöhnliches Vegetationswasser enthalten, oder solche, welche durch Austrocknung einen Theil desselben verloren haben, endlich solche Holzstücke, welche durch langes Liegen unter Wasser viel mehr davon enthalten als im frischen Zustande, geben bei rascher Temperaturerhöhung einen namhaften Theil ihres Wassergehaltes ab, sie stossen einen Theil ihrer Flüssigkeit aus, gleichgiltig, ob sie sich dabei in Luft oder in Wasser befinden; wenn die Temperatur dagegen sinkt, so nehmen sie neues Wasser auf, oder wenn dieses in ihrer Umgebung fehlt, so nehmen sie einen neuen Zustand an, in welchem sie bei gleichem Wassergehalt scheinbar trockener sind<sup>1)</sup>.

Dass das mit Wasser „gesättigte“ Holz, nämlich Holz, welches Monate oder Jahre lang unter Wasser gelegen, bei erhöhter Temperatur leichter wird, indem es (unter Wasser) einen Theil seines Wassers ausstösst, dann bei erniedrigter Temperatur wieder an Gewicht zunimmt, indem mehr Wasser eindringt, wurde schon von Du Hamel und Dalibard entdeckt. Dr. H. Nördlinger (die technischen Eigenschaften der Hölzer, Stuttgart 1860 p. 103) theilt die hierher gehörigen Beobachtungen aus Du Hamels Werk: *Du transport, de la conservation et de la force des bois* (Paris 1767), welches

---

<sup>1)</sup> Die hier in der Original-Abhandlung folgenden Sätze habe ich später berichtigt, worüber der Aufsatz über „die Porosität des Holzes“ nachgesehen ist. Indem ich diese Sätze hier weglasse, war es nöthig auch im folgenden Text hin und wieder einige darauf bezügliche Zeilen zu streichen. An den Thatssachen, auf die es allein ankommt, finde ich nichts zu ändern. Diese ganze Abhandlung lässt sich am besten als eine Ergänzung meiner folgenden Arbeit über die „Porosität des Holzes“ verwerthen. Zusatz 1892.



nir jetzt leider nicht zugänglich ist, mit<sup>1)</sup>. Nach Nördlinger (a. a. O.) gab Du Hamel an, dass „das gesättigte Holz im Wasser, ähnlich dem trockenen in der Luft beständig im Gewicht schwanke, wobei das eine Mal alle Hölzer übereinstimmend zu- oder abnehmen, bald aber auch einander widersprechen, so dass es, obgleich der Erscheinung im Ganzen nothwendig ein allgemeines Gesetz zu Grunde liege, dies im einzelnen Falle nachzuweisen dennoch schwer halte. Dalibard brachte, um den Einfluss der Wärme auf des Gewicht der getränkten Hölzer zu bemessen, Gefässe mit untergetauchten Hölzern zuerst in Eis, sodann in heisses Wasser. Es zeigte sich, dass alle Hölzer in Eis an Gewicht zunahmen, im heissen Wasser aber leichter wurden. Als einzelner Fall wird hervorgehoben, dass der Gewichtsverlust im heissen Wasser bei Weidenholz erst nach zwei Tagen wieder verschwunden sei, während die anderen Hölzer das frühere Gewicht in einem Tage wieder erreichten. Dem Gesagten entsprechend, ist das getränkte Holz bei kalter Witterung schwerer als bei warmer. Doch macht starker Frost eine Ausnahme. Wenn nämlich das Wasser ganz gefriert, so verliert das darin befindliche Holz bedeutend an Gewicht, und um so mehr, je stärker die Kälte ist.“

Diese Untersuchungen beziehen sich also auf Hölzer in einem Zustande, der bei dem lebendigen Holze niemals eintritt, denn das Holz im natürlichen Zustande ist niemals mit Wasser gesättigt. Der Ausdruck „heisses“ Wasser, welcher bei Dalibard's Versuchen gebraucht wird, zeigt, dass man bei der Erwärmung über diejenige Temperatur hinausging, welcher lebendige Hölzer im höchsten Falle ausgesetzt sein können. Demnach sind Du Hamel's und Dalibard's Versuche, obgleich in physikalischer Hinsicht von Werthe, dennoch nicht unmittelbar für physiologische Zwecke verwendbar; hierzu wäre es nöthig, die Aenderungen des Wassergehaltes kennen zu lernen, welche bei frischem Holze und bei Temperaturen, denen die lebendigen Bäume zuweilen ausgesetzt sind, stattfinden. In dieser Beziehung ist folgende Angabe von Th. Hartig im Jahrgange 1353 der botan. Zeitung S. 313 von Interesse: „Schneidet man Steckreiser der Pappel, Birke, Hainbuche u. s. w. zur Zeit vor dem Beginn der natürlichen Saftbewegung, erwärmt man sie gelinde über einer Lampe oder durch Einschluss in beide Hände, so tritt nach 4—5 Minuten der Saft auf die nach unten gekehrte Schnittfläche; im Falle eines luftdichten Verschlusses derselben auf die obere Schnittfläche. Haben die Reiser schon einige Tage in der warmen und mit Feuchtigkeit gesättigten Luft eines Zuckerglases gelegen, oder schneidet man im Winter einen Ahornzweig bei einer Temperatur, die nahe bei der ist, bei

<sup>1)</sup> Nördlinger, p. 104: „Du Hamel's interessante Versuche über diesen Gegenstand findet man in seiner Conservation p. 100. Seine Methode war eine hydrostatische. Dalibard, dessen Resultate im gleichen Werke S. 121 mitgetheilt sind, bestimmte das Gewicht der Hölzer ausser Wasser.“

welcher der Saft Bewegung zeigt, so lässt sich das Hervortreten des Saftes auf die Schnittfläche schon durch Berührung der Rinde mit einigen Fingern bewirken“. — Dass Theodor Hartig die Ursachen der hier behandelten Erscheinungen nicht kannte, zeigt folgende Bemerkung: „für die merkwürdige Veränderung des Saftstromes in der Stellung des Triebes finde ich keine, selbst keine hypothetische Erklärung“. Die Richtung, welche das austretende Wasser bei der Erwärmung des Holzes einschlägt, und auf welche Hartig viel Gewicht zu legen scheint, ist ein Phänomen von ganz untergeordneter Bedeutung, wenn es sich um eine Erklärung der Sache handelt, aber allerdings bedeutend, wenn man die physiologischen Consequenzen in Betracht zieht.

Ausser diesen beiden Angaben ist mir in Bezug auf den hier behandelten Gegenstand nichts bekannt. Der Mittheilung meiner eigenen Beobachtungen schicke ich zunächst die Bemerkung voraus, dass ich Dalibard's und Hartig's Beobachtungen durchaus bestätigen kann. Ich war im Laufe anderer Untersuchungen auf diese Erscheinungen gestossen, und es schien mir, dass dieselben von physiologischer Seite her einer grösseren Aufmerksamkeit werth seien; ich habe daher bei meinen Untersuchungen hauptsächlich diejenigen Erscheinungen kennen zu lernen gesucht, welche zur Beurtheilung der Vorgänge im Holze unter natürlichen Verhältnissen dienen können. In Bezug auf die Folgerungen, welche man aus der veränderten Wasserkapazität zur Erklärung des Thränens und Blutens der Hölzer ziehen darf und nicht ziehen darf, verdanke ich Dr. Wilhelm Hofmeister 1859, mit dem ich die Sache zu Weihnachten vielfach besprach, sehr wesentliche Aufklärung und Förderung, indem er mich durch Mittheilung seiner, noch nicht veröffentlichten Untersuchungen über das Thränen in den Stand setzte, mich vor zu weit gehenden Folgerungen zu wahren.

Ich hatte im November 1859 die Absicht, Untersuchungen über die Einsaugung von Salzlösungen in Hölzer zu machen, und um die Letzteren von den in Wasser löslichen Bestandtheilen möglichst zu befreien, hatte ich Stücke von jungen Stämmen (2—2,5 cm dick) von *Rhamnus Frangula*, *Corylus Avellana* und *Pinus sylvestris* einen Monat lang in einem Glas-cylinder unter Wasser aufbewahrt, welches öfter erneuert wurde. Um bei der beabsichtigten Untersuchung die Fehler zu beseitigen, welche durch die Temperaturänderungen des Holzes eintreten mussten, brachte ich die vollgesogenen Holzstücke abwechselnd in warmes ( $15^{\circ}$ — $20^{\circ}$  R.) und in kaltes ( $0^{\circ}$ — $4^{\circ}$  R.) Wasser. Das jedesmal gut abgetrocknete Holzstück wurde dann gewogen und immer fand sich dasselbe Stück leichter, wenn es einige Zeit in warmem Wasser gelegen, nahm aber wieder an Gewicht zu, wenn es einige Zeit in kaltem Wasser liegen blieb.

Die folgenden Tabellen beziehen sich auf diese, seit einem Monat unter Wasser gelegenen Hölzer.

I.

*Rhamnus Frangula.*

Ein cylindrisches Stammstück mit Rinde, 25 em lang, 1,5 em dick. Nachdem es seit 4 Wochen in Wasser von 4° bis 8° R. gelegen hatte:

17 Stunden in Wasser von 0° R. Gew. = 57,5 g.					
1	„	„	20°	„	= 57,2 „
5	„	„	20°	„	= 56,6 „
16	„	„	3°	„	= 57,3 „
1	„	„	30°	„	= 55,9 „
2	„	„	25°	„	= 55,9 „
1	„	„	40°	„	= 55,1 „
1/2	„	„	2°	„	= 58,0 „

Man bemerkt, dass die Gewichtsabnahme bei der Erwärmung ziemlich langsam erfolgt (man vergleiche die drei ersten Gewichte der Tabelle), noch langsamer ist die Gewichtszunahme bei dem darauf folgenden Eintauchen in kälteres Wasser. Auch ist der Umstand zu berücksichtigen, dass dieses Holz, sowie die folgenden, noch nicht völlig mit Wasser gesättigt war, dass also während der Versuchsreihe immerfort noch eine Erhöhung des Gewichtes stattfindet; man darf daher nur die unmittelbar nach einander folgenden Zahlen dazu benutzen, um die Veränderung des Wassergehaltes, insofern sie von der Temperaturänderung abhängt, zu schätzen. So sehen wir aus der obigen Tabelle, dass sich der Wassergehalt des Stammstückes zwischen Anfang (bei 0°) und Ende (bei 2°) der Versuchsdauer um 0,5 g erhöht hatte, man darf daher z. B. nicht die letzte Ziffer mit der zweiten Ziffer vergleichen, um den Unterschied des Wassergehaltes bei 2° und bei 20° zu bekommen; dagegen lässt sich die Differenz zwischen der letzten und vorletzten Ziffer, nämlich 58 — 55,1 = 2,9 g unmittelbar als Temperaturwirkung auffassen, denn das von der Temperatur unabhängige Steigen der Wasserkapazität konnte hier in 1/2 Stunde nur eine unmerkliche Änderung erzeugen<sup>1)</sup>.

II.

Ein anderes etwas kürzeres Stück von demselben Stamme, nachdem es seit 4 Wochen unter Wasser gelegen hatte; Rinde wie bei dem vorigen ganz unversehrt.

6 Stunden in Wasser von 20° R. Gew. = 51,4 g.					
16	„	„	3°	„	= 52,5 „
1	„	„	30°	„	= 51,4 „
2	„	„	25°	„	= 51,7 „

<sup>1)</sup> Die fraglichen Veränderungen treten deutlicher hervor, wenn man die Zahlen als Kurven darstellt. Zusatz 1892.



1	Stunden in Wasser von	40 <sup>0</sup>	R. Gew. =	51,2	g
1	„	„	2 <sup>0</sup>	„	= 54,1 „
16	„	„	4 <sup>0</sup>	„	= 54,2 „
1	„	„	30 <sup>0</sup>	„	= 52,6 „
2	„	„	4 <sup>0</sup>	„	= 54,3 „

Wenn man die zweite Ziffer mit der siebenten vergleicht, dann die dritte mit der achten, so bemerkt man, dass denselben Temperaturen auch bei gleicher Wirkungszeit nicht gleiche Gewichte entsprechen, weil das Gewicht unabhängig von dem Versuche noch immerfort zunimmt. Die hier stehenden Zahlen können nicht dazu benutzt werden, um die Verschiedenheit der Wasserkapazität bei verschiedenen Temperaturen in Zahlen auszudrücken, denn die einer jeden Temperatur entsprechende konstante Wasserkapazität stellt sich erst nach sehr langer Zeit ein; es würden hierzu Hölzer nöthig sein, welche jahrelang im Wasser gelegen haben. Dagegen zeigt die Tabelle gleich der vorigen, dass mit jedem Temperaturwechsel eine Aenderung des Wassergehaltes eintritt, und dass diese Aenderung um so grösser ist, je grösser der Unterschied der Temperaturen genommen wird. Das Merkwürdigste liegt aber darin, dass bei Temperaturerhöhung Wasser austritt, obgleich das Maximum des Wassergehaltes für die neue höhere Temperatur noch nicht erreicht ist.

Du Hamel und Dalibard scheinen geglaubt zu haben, dass nur das mit Wasser gesättigte Holz bei Erwärmung einen Theil seines Wassers ausstosse; wäre dies der Fall, so hätte die Sache keine weitere Bedeutung für die lebendigen Hölzer, aber wir werden sehen, dass das Holz, welches im Stande ist, noch sehr viel warmes Wasser aufzunehmen, dennoch einen Theil seines schon gebundenen Wassers verliert, wenn es schnell erwärmt wird.

Um dieses sehr merkwürdige Verhalten etwas klarer zu machen, sei ein Beispiel erlaubt; angenommen, ein Stück Holz könnte im Maximum 100 Theile Wasser von 0<sup>0</sup> enthalten; angenommen ferner, dasselbe Stück würde nach sehr langem Liegen in Wasser von 30<sup>0</sup> ein Maximum von 90 Theilen enthalten. Nun habe dieses Stück erst kurze Zeit in Wasser von 0<sup>0</sup> gelegen und enthalte 80 Theile Wasser; wird jetzt das Holz plötzlich in Wasser von 30<sup>0</sup> gebracht, so könnte es offenbar fortfahren, Wasser aufzunehmen, denn das Maximum für 30<sup>0</sup>, nämlich 90 Theile, sind noch nicht erreicht; statt dessen aber stösst das Holz von seinen 80 Theilen noch eine namhafte Menge aus, obgleich es im Stande ist, noch 10 Theile aufzunehmen; das Letztere geschieht wirklich, wenn das Holz lange Zeit mit Wasser von 30<sup>0</sup> in Berührung bleibt. Demnach verhält sich das noch nicht gesättigte Holz gerade so, wie gesättigtes.

Es liegt offenbar die Vermuthung nahe, dass der Austritt von Wasser bei der Erwärmung eines imbibirten Holzstückes von der Wärmeausdehnung des Wassers bedingt sein könne. Man kann sich nämlich vorstellen, das

Holz mit seinen zahlreichen Hohlräumen sei im gequollenen Zustande einem mit Wasser angefüllten Gefäss vergleichbar, aus welchem, wenn das Wasser erwärmt wird, ein Theil über- und ausläuft, so dass das Gewicht des noch immer vollen Gefässes dadurch vermindert wird.

Diese Ansicht wird aber durch Thatsachen widerlegt. Wenn wir nämlich wissen, wieviel Wasser in einem gegebenen Holzstücke vor der Erwärmung enthalten war und dann nach der Erwärmung und dem theilweisen Austritt des Wassers, so können wir angeben, wieviel Wasser aus dem Holze hätte ein- oder austreten müssen, wenn es nur vermöge der Wärmeausdehnung des Wassers geschehen sollte; und wenn es sich zeigt, dass die ausgetretene Menge des Wassers grösser ist als diejenige, welche vermöge der Wärmeausdehnung allein austreten müsste, so geht daraus mit Bestimmtheit hervor, dass die Wärmeausdehnung des Wassers wenigstens nicht die einzige Ursache seines theilweisen Austrittes ist. Wir nehmen hierbei an, dass das Holz selbst keine Volumänderung erfahre, was beinahe richtig ist und was offenbar zu Gunsten der zu widerlegenden Hypothese spricht.

Das in der zweiten Tabelle genannte Stammstück von Rhamnus wurde nach den Beobachtungen erst lufttrocken gemacht, dann in kleine Späuchen zerschnitten und diese im Wasserbade sorgfältig getrocknet. Die trockene Holzmasse wog 22,8 g. Zieht man diese Zahl von den Zahlen der zweiten Tabelle ab, so erhält man die Wassermengen, welche in 22,8 g trockenem Holze von Rhamnus enthalten waren.

### III.

22,8 g trockenes Holz von Rhamnus enthielten (nach 4 Wochen im Wasser):

6 Stunden in Wasser von 20° R.				Wasser	28,6 g.
16	„	„	3°	„	29,7 „
1	„	„	30°	„	28,6 „
2	„	„	25°	„	28,9 „
1	„	„	40°	„	28,4 „
1	„	„	2°	„	31,3 „
16	„	„	4°	„	31,4 „
1	„	„	30°	„	29,8 „
2	„	„	4°	„	31,5 „

Betrachten wir hier die siebente und achte Zahl, so finden wir, dass von dem 31,4 g Wasser von 4° bei der Erwärmung auf 30°, nicht weniger als 1,6 g ausgetreten sind. Nehmen wir nun an, dieser Austritt sei durch Ausdehnung des Wassers bei der Erwärmung erfolgt, so würde sich, wenn wir von der Ausdehnung des Holzes selbst absehen, ergeben, dass sich 100 Gewichtstheile Wasser von 4° bei Erwärmung auf 30° so ausgedehnt hätten, dass 5,09 Gewichtstheile über das frühere Niveau (wenn wir uns das Wasser in

einem cylindrischen Gefäss denken) hinausgetrieben worden wären. Die von Despretz für die Wärmeausdehnung des Wassers gegebenen Zahlen zeigen aber, dass 100 g Wasser von  $4^{\circ}$  R. bis  $30^{\circ}$  erwärmt, wenn sie in einer genau gefüllten Röhre enthalten wären, ein Wasservolum über den Rand derselben hinaustreiben würden, welches noch nicht 1 g wiegt. Demnach ist das aus dem Holze ausgetretene Wasser fünfmal so viel, als durch die blosse Wärmeausdehnung könnte ausgestossen werden. Es muss also in dem Holze selbst eine Aenderung eintreten, in deren Folge ein Theil des imbibirten Wassers ausgestossen wird.

Zu denselben Folgerungen giebt die Beobachtung eines dünnen Stammstückes von *Corylus Avellana* Veranlassung; dasselbe hatte ebenfalls in seiner Rinde 4 Wochen lang unter Wasser gelegen und wurde dann abwechselnd in kaltes und warmes Wasser getaucht und gewogen. Nachher wurde es in Späne aufgelöst und so lange bei  $100^{\circ}$  getrocknet, bis kein Gewichtsverlust mehr erfolgte; das trockene Holz wog 11,85 g und aus den früheren Wägungen ergaben sich die folgenden Wassermengen, welche das Stück enthielt.

## IV.

*Corylus Avellana*.

11,85 g trockenes Holz hielten fest:

Einige Stunden in Wasser von  $3^{\circ}$  R. Wasser 14,15 g.

1	„	„	$30^{\circ}$	„	13,95 „
2	„	„	$25^{\circ}$	„	13,95 „
1	„	„	$40^{\circ}$	„	13,75 „
$\frac{1}{2}$	„	„	$2^{\circ}$	„	14,75 „
16	„	„	$4^{\circ}$	„	15,45 „
$\frac{1}{2}$	„	„	$35^{\circ}$	„	15,05 „
1	„	„	$30^{\circ}$	„	14,75 „
2	„	„	$4^{\circ}$	„	15,35 „

Gegenüber diesen sehr namhaften Gewichtsveränderungen sind die geringen Unterschiede auffallend, welche unter gleichen Umständen bei einem jungen Stammstück von *Abies excelsa* auftraten.

## V.

*Abies excelsa*.

Junger Stamm, etwa 1,5 cm dick und 15 cm lang, seit 4 Wochen in kaltem Wasser untergesunken.

in Wasser von  $3^{\circ}$  R. Gew. = 29,2 g.

1 Stunde	„	$34^{\circ}$	„	= 29,0 „
2	„	$25^{\circ}$	„	= 29,1 „
1	„	$40^{\circ}$	„	= 29,0 „
$\frac{1}{2}$	„	$2^{\circ}$	„	= 29,6 „



In den ersten Tabellen zeigte sich, dass bei gleichen Temperaturen der Wassergehalt zu verschiedenen Zeiten ungleich war, weil die Sättigung noch nicht eingetreten war. Wenn dagegen das Holz so lange unter Wasser gelegen hat, dass die weitere Aufnahme in mehreren Tagen unmerklich wird, so erhält man für gleiche Temperaturen zu verschiedenen Zeiten auch gleiche Kapacitäten, wie folgende Tabelle zeigt.

## VI.

Ein entrindetes Stammstück von Rhamnus hatte sechs Wochen unter Wasser gelegen; nach den gemachten Wägungen ergab die Trockengewichtsbestimmung 17,5 g Holzmasse; diese 17,5 g Holz

enthielten bei	4 ° R.	Wasser	26,2 g.
„	30 °	„	25,5 „
„	5 °	„	26,2 „
„	30 °	„	25,5 „
„	5 °	„	26,2 „
„	30 °	„	25,5 „

wobei zwischen der ersten und letzten Wägung drei Tage Zeit liegen; während dem hat sich die Kapazität bei 30 ° und die bei 5 ° nicht merklich geändert, und für konstante Temperatur findet sich ein konstanter Wassergehalt.

Aus obigen Zahlen ergibt sich, dass 66,79 g trockenes Holz von Rhamnus im Zustande der Sättigung bei 5 ° R. enthalten würden 110 g Wasser; im Zustande der Sättigung bei 30 ° R. aber nur 97,3 g. Wenn also die Temperatur um 25 ° R. steigt, so tritt 2,7 g Wasser aus, und wenn (was nicht erwiesen ist) die Aenderungen kontinuierlich sind, so würde von 110 in Rhamnusholz enthaltenen Wassertheilen im Zustande der Sättigung bei der Erwärmung um 1 ° R., die Kapazität um 0,108 g sinken.

Um zu sehen, ob das alte Holz dicker Stämme dieselben Erscheinungen zeige, liess ich mit Erlaubniss des Hrn. Prof. Cotta im Januar 1860 auf einem Schlage im Plauen'schen Grunde eine Birke, eine Eiche und eine Rothbuche fällen; die Bäume waren völlig gesund und in voller Kraft; von dem Fusse der Stämme wurde gleich nach der Fällung je eine Querscheibe abgesägt und dann sogleich zu den folgenden Bestimmungen benutzt.

Die Birkenscheibe hatte 24 Jahrringe, war 2 cm dick, der mittlere Durchmesser betrug 27 cm; sie wurde entrindet.

Die Rothbuchscheibe hatte 26 Jahrringe, war 2,2 cm dick und hatte 26 cm mittleren Durchmesser; die dünne Rinde blieb am Holze.

Die Eichenscheibe hatte 40 Jahreslagen, sechs davon weisser Splint, das übrige brauner gesunder Kern; sie war 2,3 cm dick und hatte 27 cm mittleren Durchmesser.

Diese Scheiben wurden abwechselnd in kaltes und warmes Wasser gebracht und untergetaucht erhalten, jedesmal sorgfältig abgetrocknet und dann gewogen. Nach den gemachten Beobachtungen wurde aus jeder Scheibe ein Sektor ausgeschnitten, dieser erst lufttrocken gemacht und dann bei 100° vollständig getrocknet. Daraus wurde das Trockengewicht der ganzen Scheiben bestimmt; um hier nicht allzu viele Zahlen zu häufen, führe ich in der folgenden Tabelle nur die Wassermengen an, welche in 100 g des getrockneten Holzes enthalten waren.

## VII.

100 g frisches Holz, trocken gedacht, nahmen folgende Wassermengen auf.

Zeit d. Liegens unter Wasser.	Temp. des Wassers.	Wassergehalte in g.		
		Birke.	Buche.	Eiche.
5 Stunden	0°	75,594	69,651	82,670
1/4 „	24°	74,045	67,580	82,086
1/4 „	26°	74,045	67,580	82,086
1/4 „	0°	79,692	72,899	84,712
16 „	0°	82,917	75,604	86,755
1/2 „	24°	79,959	72,628	85,879
1/2 „	24°	79,677	72,110	85,296
1/2 „	0°	83,902	75,475	87,191
4 „	0°	85,451	77,673	87,630
1/2 „	24°	82,494	74,051	86,171

Auch hier sind die bei Temperaturerhöhung austretenden Wassermengen viel grösser, als der thermischen Ausdehnung des Wassers entspricht. Der erste Gewichtsverlust der Buchenscheibe hätte, wenn die Ausdehnung des Wassers die einzige Ursache wäre, 0,2923 g betragen müssen, er betrug aber 2,071 g, also 7 mal mehr, und in der Tabelle treten noch grössere Gewichtsveränderungen auf.

Wenn man nun bedenkt, dass dieses Austreten und Aufnehmen von Wasser bei den Stammscheiben an frischem Holze stattfand, welches nicht viel mehr als sein gewöhnliches Vegetationswasser enthielt, dass ferner die Temperaturänderungen sich in den Grenzen der Vegetationstemperaturen bewegen, so wird man zugeben, dass diese Erscheinungen auch in den lebendigen Stämmen eine Rolle spielen müssen, die ich weiter unten genauer betrachten will.

Um über die Art und Weise, wie das Wasser bei Erwärmung eines noch lange nicht gesättigten Holzstückes frei und bei der Abkühlung wieder eingesogen wird, ins Klare zu kommen, schien es mir nöthig, mich erst davon zu überzeugen, ob das Ein- und Austreten nicht eine endosmotische Erscheinung sei. Das Holz enthält Lösungen von organischen Stoffen und Salzen in organische Häute eingeschlossen, und wenn ein Holzstück unter

Wasser liegt, so müssen nothwendig diosmotische Strömungen eintreten, welche das Holz schwerer machen; es war allerdings unwahrscheinlich, dass die Strömung bei jedem Temperaturwechsel sich umkehren solle. Mir schien zur Entscheidung der Frage am geeignetsten, den Versuch zu machen, ob das Ein- und Austreten von Wasser auch dann stattfindet, wenn das Holz äusserlich nicht von Flüssigkeit umgeben ist, wenn also keine diosmotischen Strömungen möglich sind, und so kam ich auf die Erscheinungen, welche Theodor Hartig schon entdeckt hatte. Ich schloss, wenn der Wasser-austritt bei Erwärmung keine Exosmose ist, so muss ein Holzstück, wenn es trocken erwärmt wird, namhafte Wassermengen austossen, und ferner, wenn es trocken abgekühlt wird, so muss es relativ trockner werden, die Schnittflächen müssen die ausgestossene Feuchtigkeit wieder einsaugen. Und so ist es in der That. Die ersten Versuche machte ich mit den oben erwähnten Stammstücken von Rhamnus und Corylus, nachdem sie 4 Wochen in Wasser gelegen hatten. Sie wurden allseitig abgetrocknet, besonders an den Querschnitten; sie waren mit Wasser von  $4^{\circ}$  R. vollgesogen und wurden nun mit einem erwärmten Tuche dick umwickelt, so dass die Querschnitte frei blieben; nach einer  $1\frac{1}{2}$  Minute trat auf dem unteren Querschnitte eine Wasserschicht hervor, die sich endlich zu einem den ganzen Schnitt bedeckenden grossen Tropfen verdickte; der obere Schnitt blieb trocken; darauf wurde das Tuch abgewickelt und das Holz sammt dem am Schnitt hängenden Tropfen in eine Klemme befestigt und an das geöffnete Fenster bei ungefähr  $0^{\circ}$  Lufttemperatur gestellt; nach etwa 2—3 Minuten fing der Tropfen an sich in das Holz zurückzuziehen, man sah deutlich, dass dies mit einer bedeutenden Geschwindigkeit geschah, und nach mehreren Minuten war der Schnitt so trocken, als ob er durch langes Liegen in trockener Luft ausgetrocknet wäre. Dieser Versuch wurde oft wiederholt.

Das Erscheinen des ausgestossenen Wassers auf der Unterseite zeigte, dass das bei der Erwärmung frei werdende von der Schwere affizirt wird. Wenn sich der grösste Theil des Holzcylinders unter Wasser befindet, so wird offenbar durch das umgebende Wasser das Gewicht des im Holze frei werdenden äquilibrirt und in diesem Falle muss dasselbe auch am oberen Schnitte erscheinen können. Zu dem Ende steckte ich die Holzstücke, nachdem der obere Schnitt gut abgetrocknet worden war, mit dem unteren Theile in warmes Wasser, so dass der obere Schnitt nur 1— $1\frac{1}{2}$  Zoll über das Niveau ragte; was ich erwartet hatte, trat wirklich ein; das im Holze durch Erwärmung frei gewordene Wasser trat nun oben an dem in der Luft befindlichen Schnitte hervor; es war dabei gleichgiltig, ob man das untere oder obere Ende des Stammstückes nach oben kehrte. Wenn das Holz mit Wasser schon sehr vollgesogen ist und vorher in Wasser von  $4^{\circ}$  oder  $0^{\circ}$  gelegen hat, und man steckt es dann auf die angegebene Weise in Wasser von etwa  $20^{\circ}$ — $25^{\circ}$  R., so quillt zuerst eine Wasserschicht aus



dem äussersten Holzringe, dann eine aus dem zweiten u. s. w. und alle zusammen verfliessen zu einem Tropfen, der sich zuweilen mehrere Linien hoch wölbt. Aus dem Querschnitte der Rinde kommt dagegen nichts. Dieser Austritt von Wasser bei  $20^0$ — $25^0$  ist zugleich mit einem sehr lebhaften Entweichen von Luftblasen verbunden; diese kommen zum Theil aus dem oberen Schnitte zugleich mit dem Wasser hervor und zwar mit soleher Kraft, dass ein Aufspritzen kleiner Tropfen entsteht; aus dem untertauchenden Schnitte kommen kontinuierliche Blasensehnüre hervor, oft so rasch, dass sie einen deutlichen Ton verursachen; besonders aus gewissen Stellen der Rinde treten derartige Blasensehnüre gewöhnlich hervor. Zieht man nun das Holz vorsichtig aus dem warmen Wasser heraus, so, dass das oben ausgequollene Wasser nicht abläuft, und steckt man darauf den untern Theil des Holzes in Wasser von  $0^0$ — $6^0$ , so bemerkt man wie am oberen Schnitt die Wassersechieht zuerst an dem äusseren Jahrring, dann am nächst inneren u. s. w. in das Holz einsinkt; in kurzem ist der ganze Schnitt völlig trocken.

Man könnte auf den Gedanken kommen, dass, wenn man das Holzstück mit dem unteren Theile in warmes Wasser taucht, dieser neues Wasser aufnehme und dass dasselbe aufwärts getrieben oben ausfliesse; ebenso könnte man die Annahme geltend machen, dass bei dem Eintauchen in kaltes Wasser, wenn auf dem oberen Schnitte die Wassersechieht einsinkt, dies einem Ausfliessen am unteren Schnitte zuzuschreiben sei. Beide Annahmen werden ohne Weiteres widerlegt, wenn man die Erwärmung und Abkühlung durch Oel bewirkt; wenn man zwei Cylinder mit Oel füllt, in dem einen mit auf  $20^0$ — $30^0$  R. erwärmt, im anderen mit möglichst kaltem und dann den unteren Theil eines vollgesogenen oder eines frischen Stammstückes eintaucht, während der obere Schnitt etwa einen Zoll überragt, so tritt hierbei dasselbe ein, wie vorhin bei dem Eintauchen in Wasser. Wenn nun bei dem Eintauchen in kaltes Oel, wobei am oberen Schnitte die ausgetretene Wassersechieht rasch einsinkt, unten ein Ausfluss stattfände, so müsste man das innerhalb des Öls sehr gut beobachten können, wenn am unteren Schnitte auch nur sehr wenig Wasser hervorkäme, so würde dies in runden Tropfen hinabfallen; das geschieht aber nicht.

Demnach ist das Ausstossen des Wasser am oberen Schnitte, wenn der untere Theil in warmes Wasser taucht, nur dem zuzuschreiben, dass durch die Erwärmung des Holzes seine wasserhaltende Kraft vermindert wird, dass ein Theil seines imbibirten Wassers ausgestossen wird.

Zugleich zeigt dieses einfache Experiment sehr schlagend, dass bei lokaler Erwärmung des Holzkörpers das an der erwärmten Stelle frei werdende Wasser gegen die kältere Stelle hingetrieben wird; offenbar wird bei dem Eintauchen des unteren Theils in warmes Wasser dieser zuerst erwärmt, der oben überragende Theil bleibt länger kalt und, wie der Versuch in Oel beweist, nur an dem überragenden noch kühlen Theile tritt das durch Erwärmung des unteren Theils frei gewordene Wasser aus; wenn bei dem Ein-

tauchen des unteren Theils in kaltes Wasser die oben ausgetretene Wasserschicht wieder einsinkt, so bewegt sich offenbar das Wasser gegen den kälteren Theil hin. So kommen wir zu dem, wie es mir scheint, sehr folgenreichen Satze, dass, wenn in einem Stamme, mag derselbe bloss sein Vegetationswasser enthalten oder mit Wasser stärker getränkt sein, an irgend einer Stelle eine Abkühlung erfolgt, so strömt das Wasser von den übrigen Theilen gegen die abgekühlte Stelle hin; wenn dagegen eine Stelle sich erwärmt, so tritt von dieser Stelle das Wasser gegen die kälteren Theile hin.

Die folgenden Angaben werden zeigen, dass bei ganz frischen, sogar bei abgetrockneten Hölzern durch lokale Erwärmung derartige Strömungen und Wasserausstossungen stattfinden.

Während der kalten Tage des Januar 1860 wurden fingerdicke Zweige einer Kopfweide, ein zweijähriger Stamm von *Juglans regia*, ein zweijähriger Stamm von *Acer Pseudo-Platanus*, ein sechsjähriger Stamm von *Carpinus Betulus*, ein dreijähriger Stamm von *Castanea vesca* abgeschnitten, sämmtlich kräftige gesunde Hölzer. Die Stücke wurden etwa 2 dm lang gemacht und die beiden Querschnitte mit dem Messer glatt geschnitten. Sie wurden eine Stunde lang in Wasser von  $4^{\circ}$  R. gestellt und dann mit den unteren Enden in warmes Wasser von  $25^{\circ}$ — $30^{\circ}$  R. eingetaucht. Der oben überragende Querschnitt bedeckte sich hierbei mit einer hervordringenden, sich hoehwölben- den Wassermasse (bei dem Ahorn, der Weide, der Wallnuss); bei dem Eintauchen des unteren Theiles in Wasser von  $4^{\circ}$  zog sich dieselbe wieder ins Holz zurück, bis zuletzt der obere Schnitt völlig trocken aussah. Bei *Castanea* trat oben wenig Wasser aus und das folgende Zurüektreten geschah sehr langsam. Bei *Carpinus* wurde selbst bei Eintauchen in Wasser von  $30^{\circ}$  der obere Schnitt nur eben feucht und dann bei der Abkühlung nicht völlig trocken.

Aehnliche Stücke von *Rhamnus*, *Juglans*, *Castanea* wurden entrindet und mit dem naekten Holzkörper die obigen Versuche wiederholt. Sie ergaben dieselben Resultate. Merkwürdig war dabei, dass während am oberen Quersehnitte Wasser austrat, dagegen an der frei gelegten Peripherie des Holzes unterhalb des Querschnittes in Oel keines zum Vorsehein kam. Daraus muss man schliessen, dass die Bewegung des Wassers in der Quer- richtung einen vielen grösseren Widerstand erfährt als in der Faserrichtung.

Von den Bäumen, welche die oben erwähnten grossen Querseheiben geliefert hatten, wurden gleichzeitig im Januar armesdieke Aeste abgeschnitten, jeder 0,4 m lang; als gleich nach dem Abschneiden die Walzenstücke mit dem unteren Theile in warmes Wasser ( $25^{\circ}$  R.) getaucht wurden, bedeckte sich der Querschnitt des Birkenastes mit einer dieken Wasserschicht, zuerst der äussere, dann die folgenden Jahrringe, die Rinde blieb trocken; bei dem Eichenaste wurde am oberen Schnitt kein Wasser ausgetrieben. Die Stammscheiben, welche zu den oben mitgetheilten Wägungen benutzt wurden, legte

ich frisch mit der unteren Fläche auf Wasser von  $25^{\circ}$  R., bei Buche und Birke erschien beinahe momentan auf der oberen trockenen Schnittfläche austretendes Wasser, welches sich, als die untere Fläche auf Wasser von  $4^{\circ}$  gelegt wurde, ebenso schnell zurückzog; bei der Eichenscheibe trat nur am Splinte ein geringes Feuchtwerden ein.

Am 13. Februar wurden Morgens, nachdem es gefroren hatte, 3 bis 4 cm dicke Aeste von Weide, Ahorn, Haselnuss, Rüster, Esche abge-sehritten. Diese Hölzer blieben vier Tage lang in einer sehr trockenen Luft liegen und die Querschnitte sahen nach dieser Zeit in hohem Grade trocken aus. Als die unteren Theile dieser Stücke in Wasser von  $25^{\circ}$  R. eingetaucht wurden, trat dennoch auf dem oben hervorragenden Schnitte Flüssigkeit hervor, und zwar in einer besonders auffallenden Art, indem nicht ein Jahrring nach dem andern sich mit einer Wasserschiebt bedeckte, sondern an einzelnen Punkten, zuerst des äussersten, dann der inneren Ringe trat ein kleiner runder Tropfen hervor, der immer mehr anschwell, endlich flossen die hochgewölbten Wassermassen zusammen und bildeten eine zusammenhängende Schicht über den ganzen Schnitt. Die einzelnen Holzarten verhielten sich hierbei ziemlich verschieden; bei der Weide trat der eben geschilderte Hergang sogleich nach dem Eintauchen des unteren Theiles in warmes Wasser ein, bei dem Ahorn dauerte es etwa 5 Minuten bis sich der obere Schnitt mit einer Flüssigkeitsschicht bedeckt hatte, ebenso bei dem Haselnusszweig; Rüster und Esche wurden am oberen Schnitte gar nicht nass. Als die Hölzer wieder mit dem unteren Theile in Wasser von  $4^{\circ}$  eingetaucht wurden, sank bei der Weide, dem Ahorn und der Haselnuss die ausgestossene Flüssigkeit wieder in das Holz zurück.

Dieselben Hölzer blieben nun 18 Stunden lang in Wasser von  $0^{\circ}$  liegen und wurden dann wieder mit dem unteren Theile in Wasser von  $25^{\circ}$  R. getaucht. Jetzt trat auch bei Esche und Rüster am oberen Schnitte Flüssigkeit hervor, bei Haselnuss und Ahorn war es wie früher; bei der Weide war die Ausstossung geringer, obgleich sie jetzt mehr Wasser enthielt.

Die Hölzer blieben dann abermals 24 Stunden in der trockenen Luft des Laboratoriums liegen; am folgenden Tage mit dem unteren Theile in Wasser von  $24^{\circ}$  R. getaucht, traten bei Weide, Ahorn und Haselnuss am oberen Querschnitte grosse Tropfen hervor, die endlich zu einer dicken Wasserseicht zusammenliefen. Rüster und Esche dagegen wurden nur wenig nass. Der Weidenast zeigte auch dann noch am oberen Querschnitte einzelne Tropfen, als er nach abermaligem zweitägigem Liegen in der Luft mit dem unteren Theile in warmes Wasser getaucht wurde. Die aus der Weide hervortretende Flüssigkeit schmeckte süss mit alkalischem Beigeschmack.

Es ist also gewiss, dass das Holz nicht mit Wasser gesättigt zu sein braucht, um bei Erwärmung innerhalb der Grenzen der Vegetationstemperatur noch namhafte Mengen



von Flüssigkeit ausgestossen. Besondere Berücksichtigung scheint mir der Umstand zu verdienen, dass die aus einem sehr wasserhaltigen Holze austretende Wassermasse nicht merklich grösser ist, als die aus einem Stücke, welches sogar einen Theil seines natürlichen Wassergehaltes verloren hat; mit anderen Worten, die Ausstossung ist nicht proportional dem Wassergehalt, worin ein weiterer Beweis dafür liegt, dass die Ausstossung keineswegs auf Rechnung der Wärmeausdehnung des Wassers zu setzen ist.

Ich bin, wie schon erwähnt, der Ansicht, dass sich aus den mitgetheilten Thatsachen gewisse Erscheinungen erklären lassen, welche man bisher mit dem Bluten der Rebe und mit dem sogenannten „Saftsteigen“ im Frühjahr in eine Reihe gestellt hat. Eine genaue Sichtung der unter der Kategorie des Thränens oder Blutens beschriebenen Erscheinungen unter Berücksichtigung der Eingangs aufgestellten Sätze würde eine weitläufige Abhandlung nöthig machen, da die Litteratur sehr reich an derartigem Material ist. Ich will mich hier darauf beschränken, nur die Hauptpunkte hervorzuheben.

Denken wir uns einen Baum, eingewurzelt im Boden und mit seiner Astkrone versehen, z. B. eine Birke oder einen Ahorn. Nehmen wir an, dieser Stamm habe im Januar oder Februar in allen seinen Theilen eine Temperatur nahe bei  $0^{\circ}$  R. Wird der Stamm in der Mitte durchgeschnitten, denken wir uns den unteren Stammtheil sammt Wurzeln erwärmt, so wird nach den oben mitgetheilten Beobachtungen am Querschnitt ein Wassergewicht ausfliessen; dasselbe würde an dem oberen Stammtheile geschehen, wenn er sammt der Astkrone in eine wärmere Luft käme. Was geschieht nun aber, wenn der Stamm nicht zerschnitten wird und dennoch eine höhere Temperatur annimmt? Offenbar muss auch in dem unzerschnittenen Stamme, wenn seine Temperatur sich rasch erhöht, etwas vor sich gehen, was in dem zerschnittenen geschieht und was in diesem Letzteren einen Ausfluss von Wasser bewirkt. In dem nicht zerschnittenen Stamme muss bei der Erwärmung ein Theil des Wassers, welches er als Vegetationswasser enthält, ebenfalls in den Zustand übergehen, in Folge dessen es aus dem zerschnittenen ausfliesst; d. h. ein Theil des gebundenen Wassers wird frei, oder strebt frei zu werden bei der Erwärmung, kann aber, da keine Wunde vorhanden ist, nicht austreten. Würde nach der eingetretenen Erwärmung eine Wunde gemacht, so würde sich die bei der Erwärmung stattgefundene Veränderung dadurch geltend machen, dass sogleich bei dem Anschneiden Wasser auslaufen würde; hätte man dagegen den noch kalten Stamm ebenso angeschnitten, so wäre nichts ausgelaufen. Demnach findet also innerhalb des unversehrten Stammes eine Aenderung bei der Erwärmung statt, welche bei dem durchgeschnittenen Stamme ein Auslaufen des Vegetationswassers bedingt. Wird nun in den Stamm eine Wunde gemacht, so wird das Wasser hier hinausgepresst, gleichgültig, ob von oben nach unten, oder von unten

nach oben. Ohne jene Thatsachen zu kennen, würde man natürlich den Ausfluss aus dem oberen Theile der Wunde als eine Folge der Schwerkraft, den Ausfluss aus dem unteren Theile als eine Folge einer besondern Kraft ansehen, welche das Wasser, der Schwere entgegen, hinauftreibt; nach unserer auf Thatsachen gestützten Konstruktion ist es aber dieselbe Kraft, welche das Wasser aus dem oberen und dem unteren Rande der Wunde hinaustreibt.

Ich will nun einige Beobachtungen aus dem vorhandenen reichen Material hervorheben, Beobachtungen von Erscheinungen, die man bisher mit dem Bluten und Thränen und dem sogenannten Saftsteigen in eine Linie gestellt hat, die aber, wie ich glaube, ihre vollständige Erklärung in der eben gemachten theoretischen Konstruktion finden.

Coulomb fand, dass, wenn man im Frühling Pappeln anbohrt oder mit der Axt umhaut, das Wasser nur bei Tage und zwar besonders an heiteren Tagen ausfliesst, dass dagegen bei Nacht und bei kaltem Wetter nichts ausläuft; er hörte auch, wenn man die Mitte des Holzkörpers durchsehnitt, ein Geräusch und das ausfliessende Wasser zeigte Luftblasen.

Dasselbe Resultat erhielt Pollini (*Element. di botanica* I. p. 282), welcher die Versuche Coulomb's im November und im Frühling wiederholte. Bei heiterem und bei warmem Wetter sah er mit Luft vermengtes Wasser ausfliessen; wenn das Wetter aber kalt war, floss keines aus. Pollini schloss daher, dieses Ausfliessen sei die Wirkung ganz unbekannter Ursachen.

Du Hamel (*phys. des arbres* I. Uebers. von Schöllnbach, Nürnberg, Seite 89) führt folgende hierher gehörige Beobachtungen an. „Wenn man gegen das Ende des Herbstes einen Einschnitt in das Holz (von Ahorn, Birke, Nussbaum, Weissbuche, Weinstock) macht, so wird das Wasser immer, wenn die nöthigen Umstände vorhanden sind, laufen.“ „Es scheint, dass der Frost dazu unumgänglich nothwendig sei, doch läuft der Saft nicht, so lange der Frost dauert.“ „Sobald das Holz durch die Wärme der Sonne oder durch die gelinde Luft aufthaut, so fliesst das Wasser; wenn also bei fortdauerndem Froste die Sonne den Stamm eines Baumes bescheint, so fliesst das Wasser nur aus den auf dieser Seite gemachten Löchern; aus denen gegen Norden läuft nichts.“ „Das Wasser fliesst niemals häufiger, als wenn nach starkem Froste ein starkes Thauwetter einfällt.“ „Gautier hat bemerkt, dass das Wasser hauptsächlich aus dem oberen Theile der Löcher herauskommt.“ „Wenn man die Wurzel durchschneidet, so geben beide Theile, sowohl der am Stamme hängende, als der in die Erde gehende, Wasser von sich.“ Ferner (Seite 91): Am 6. Februar 1754 liess Du Hamel bei —5° R. an einem Sycomoren-Stamme von 4 Zoll Durchmesser auf der Mittagseite einen Einsehnitt 6 Zoll hoch und 2 Zoll tief machen; den 12. und 13. Febr. stand das Thermometer unter 0°, die Wunde war troeken; den 16. stand er über 0°, die Wunde war nass; den 18. ebenso; den 20. reifte es früh, dann

schien die Sonne, um 9 h. sah man am Obertheil der Wunde Tropfen, die zwischen den Holzlagen hervorkamen (siehe meine oben mitgetheilten Beobachtungen); den 21. reifte es, wie am 20., das Wasser schien hauptsächlich am oberen Theile der Wunde zwischen den äussersten Holzlagen hervorkommen; den 23. ebenso; den 1. und 2. März Südwind, 10,05 R., der obere Theil der Wunde mit Wasser bedeckt, der untere trocken; am 4. und 6. ebenso. Am 6. Februar liess Du Hamel einen jungen Ahornbaum 6 Zoll über der Erde abschneiden, er hatte 21 Linien Durchmesser; der obere Theil wurde so aufgehängt, als ob er auf dem Stocke stände; den 12. und 13. waren die Wunden trocken (Temp. unter 0°); den 16. beide Wunden nass (Temp. über 0°); den 18. beide wenig nass (über 0°); den 20. tropfte das Wasser aus dem oberen Theile, der Wurzeltheil war nur nass (früh Reif, dann Sonnenschein); den 21. lief das Wasser aus beiden Theilen (früh Reif, dann Sonnenschein; die Wärme hatte sich am 21. offenbar schon dem Boden mitgetheilt); den 1. und 2. März war der untere Theil nasser als der obere (Südwind 10,05); den 4. beide trocken; den 5. beide nass, das Wasser kam nur noch aus den inneren Holzlagen.

Um diese Angaben mit meinen Beobachtungen in einen richtigen Zusammenhang zu bringen, muss man im Auge behalten, dass, wenn das Thermometer in der Luft mehrere Stunden unter 0° bleibt, deswegen der Stamm noch nicht gefriert; ferner, dass ein schnelles Steigen der Lufttemperatur auf den in der Erde steckenden Theil des Baumes fast ohne Wirkung bleibt, da der Boden sich sehr langsam erwärmt.

Ferner gehört in die Reihe der hier betrachteten Erscheinungen folgende Beobachtung von Du Hamel (phys. des arbres II. Schölltenbach's Uebers. S. 243). „Wenn man zur Zeit des Thränens die Wurzeln von einem Ahorn abschneidet, so wird man bemerken, dass mehr Saft aus dem Ende, welches noch am Stamme ist, kommt, als aus dem Ende, woran die Haarwurzeln sind.“ (Du Hamel erklärt dies durch auf- und absteigende Bewegung des Saftes!); Gautier (a. a. O. S. 244) bemerkt, dass das im Frühling aus dem Ahorn laufende Wasser aus dem oberen Theile der Wunde komme und zwar nur dann, wenn die Luft warm ist (wohl besser, wenn sie sich rasch erwärmt).

Von Theodor Hartig's Beobachtungen scheinen mir folgende hierher zu gehören (botan. Zeitung 1852, S. 310): Die Ahorne allein bluten in der ganzen Zeit vom Abfall der Blätter bis zum Wiederausschlagen derselben; selbst bei starkem Froste abgeschnittene Zweige bluten, wenn sie in warme Zimmerluft gebracht werden. Der Ausfluss des Saftes erfolgt auf beiden Schnittflächen, auf einer derselben also jedenfalls dem Gesetze der Endosmose entgegen<sup>1)</sup>. Schneidet man von irgend einer Ahornart einen

<sup>1)</sup> Das Ausfliessen weder aus dem oberen noch aus dem unteren Theile lässt sich durch Endosmose erklären, ausgenommen den Fall, wenn durch die endosmo-



kräftigen, 4—6 Fuss langen Trieb, so fliesst der Saft aus der Schnittfläche, man mag diese nach oben oder nach unten kehren (hierbei fehlen leider die nöthigen Temperaturangaben). Dies ändert sich in dem Augenblicke, in welchem man an dem der Schnittfläche entgegengesetzten Ende des Triebes, wenn auch nur die Terminalknospe wegsehnidet. Der Saft folgt nun scheinbar ganz dem Gesetze der Schwere (das ist nicht bloss scheinbar, er folgt, nach meinen oben mitgetheilten Untersuchungen wirklich der Schwere, wenn das Holz an beiden Enden offen ist; ist das eine Ende des Holzes allein durchgeschnitten, alle übrigen Stellen verschlossen, so muss das durch Erwärmung in Spannung gerathene und frei gewordene Wasser eben austreten, wo es eine Oeffnung findet, auch der Schwere entgegen; ist das Holz dabei oben und unten durchgeschnitten, so giebt allerdings die Schwere den Ausschlag für die Austrittsrichtung, denn die Spannung, d. h. die Kraft, welche das Wasser hinauszutreiben strebt, ist nach oben und unten gleich und die Schwerkraft kommt dann in der Richtung nach unten als ein Plus hinzu). Theodor Hartig fügt folgende Bemerkung hinzu (S. 311): „Da die Holzfasern vollkommen geschlossene Organe sind und nur durch die seitlich gestellten Eutalflächen unter sich in zarthäutiger Verbindung stehen, so ist wohl nicht entfernt daran zu denken, dass es wirklich Schwerkraft ist, die obige Erscheinungen veranlasst, sie müsste ausserdem vielfach durch Kapillar-Attraktion in den so engräumigen Holzfaseru aufgenommen werden.“ Diese von Hartig hervorgehobene Schwierigkeit ist leicht zu heben. So lange das Holz bei einem bestimmten Wassergehalte eine beinahe konstante Temperatur hat, ist das in ihm enthaltene Wasser in einem Zustande, in welchem es der Schwere nicht folgen kann; tritt dann eine plötzliche Temperaturerhöhung ein, so wird ein Theil dieses Wassers frei und unterliegt nun, soweit es die Struktur des Holzes erlaubt, dem Gesetze der Schwere. Das frei gewordene Wasser übt zunächst einen allseitigen Druck auf die Holztheile, und wird so nach jeder Richtung hin, wo ein Abfluss möglich, hinausgepresst; in derjenigen Richtung, welche mit der Schwerkraft gleichläuft (von oben nach unten), wird diese Kraft sich zu dem ohnehin schon stattfindenden abwärts gehenden Drucke addiren, in der der Schwere entgegengesetzten Richtung dagegen wird die Schwerkraft als Gegenwirkung auftreten, und die Ausflussmenge (aufwärts) ist dann proportional dem aufwärts stattfindenden Drucke minus der Wirkung der Schwere. Dieses Alles findet aber nur nach eingetretener Temperaturerhöhung statt.

Aus dem Satze, dass das im Holz enthaltene Wasser bei lokaler Erwärmung gegen die kälteren Theile hingetrieben wird, was natürlich nach Umständen wichtigen Modifikationen unterliegt, folgt zunächst, dass innerhalb

---

tische Thätigkeit der Wurzeln Flüssigkeit in die oberen Theile hinaufgepresst wird und dort Gelegenheit zum Ausfluss findet.

der unversehrten Stämme bald auf-, bald absteigende Strömungen stattfinden müssen, welche von der Wurzelthätigkeit und dem damit zusammenhängenden sogenannten Saftsteigen ganz unabhängig sind, Strömungen, welche mit dem physiologischen Prozess des auf- und absteigenden Saftes nichts gemein haben und nur auf einer physikalischen Eigenthümlichkeit des Holzes beruhen.

Nehmen wir an, ein Stamm sammt Wurzel habe bei lang anhaltender konstanter Lufttemperatur zwischen  $0^{\circ}$  und  $4^{\circ}$  R. eine in allen Theilen ziemlich gleiche Temperatur angenommen; nun trete plötzlich eine bedeutende Erwärmung der Luft ein (z. B. durch einen Südwind), so wird zunächst nur die Krone und der Stamm erwärmt; die dünnen Zweige werden am raschesten erwärmt, ein Theil ihres Wassers wird in die diekeren Zweige zurückgetrieben, auch diese erwärmen sich, und auch in ihnen wird ein Theil des Wassers in den noch kalten Stamm, der sich am langsamsten erwärmt, abwärts getrieben; endlich erwärmt sich auch der Stamm und das freie in ihm enthaltene Wasser wird in die noch kalte Wurzel hinabgedrängt, theils durch die Spannung, der es unterliegt, theils durch die Fähigkeit des kälteren Holzes mehr Wasser aufzunehmen. War dagegen die Temperatur der Luft längere Zeit etwa  $10^{\circ}$  bis  $15^{\circ}$  R., so dass auch der Boden neben den Wurzeln Zeit hatte, sich so hoch zu erwärmen, und tritt nun eine rasche Temperaturenniedrigung in der Luft ein, so kühlen sich die Zweige und der Stamm zuerst ab, während die Wurzel von dem Boden umgeben noch ihre höhere Temperatur behält. Der abgekühlte Stamm wird vermöge seiner Abkühlung fähig, mehr Wasser im gebundenen Zustande zu enthalten als vorher, er wird relativ trockener; das in der wärmeren Wurzel enthaltene Wasser wird sich langsam nach dem kühleren Stammholze hinziehen, da dieses vermöge seiner Temperatur eine grössere Kapazität besitzt als das Wurzelholz. So wird also bei raschem Steigen der Lufttemperatur jedesmal eine abwärts gerichtete, bei dem Sinken der Lufttemperatur eine aufwärts gerichtete Strömung des Vegetationswassers stattfinden, beides unabhängig von irgend welcher Lebensthätigkeit im Baume.

Der durch Temperaturerhöhung bewirkte Austritt von Wasser an durchschnittenen Holztheilen kann natürlich nur wenige Prozente des Vegetationswassers betragen, nämlich nur so viel, als durch die Erwärmung innerhalb des Holzes aus dem gebundenen in den freien Zustand übergeht; ist dieser, nach meinen Untersuchungen immer nur wenige Prozente betragende Theil ausgetreten, so wird ein fernerer Austritt nicht mehr stattfinden, ausser wenn sich die Temperatur abermals um mehrere Grade erhöht. Ein Birken-Stamm, welcher im Februar etwa 100 Pfd. Wasser enthielt, könnte, wenn er sich von  $0^{\circ}$  auf  $10^{\circ}$  rasch erwärmt, wohl 2 bis 3 Pfd. Wasser ausfliessen lassen. Wenn die Temperatur immerfort steigt und die Wurzel fortwährend Wasser aufnimmt und hinauftreibt, so könnte die Ansflussmenge auch bedeutend grösser werden. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, sichere Angaben darüber zu erhalten, wieviel Wasser aus einem Birkenstamme von bestimmtem Gewicht,

oder aus einem Zuckeralhorn durch Anzapfen erhalten werden kann. Es muss also dahingestellt bleiben, ob das Bluten der Ahorne und Birken sich ganz aus den unmittelbaren Temperaturwirkungen auf das Holz erklärt.

Dagegen kann es kaum zweifelhaft sein, dass die Saftmenge, welche die Lianen und die Palmen nach mehrfachen Angaben von sich geben, wenn sie verwundet werden, mit den hier beschriebenen Quellungserscheinungen durchaus nichts zu thun hat. Eine Angabe von Labillardière (*Voyage à la recherche de la Peyrouse* I., p. 303, bei P. De Candolle *Phys.*, p. 94), wonach die *Arenga saccharifera* Nachts mehr zuckerhaltigen Saft geben soll als am Tage, bestärkt mich besonders in der Ansicht, dass dieses Ausfliessen mit den obigen Erscheinungen nichts gemein hat. Betrachtet man ferner die grosse Menge von Saft, welche nach A. v. Humboldt aus den Agaven in Mexiko <sup>1)</sup> gewonnen wird, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Auslaufen von Saft aus Wunden in diesem und in anderen Fällen von einer eigenthümlichen Lebensthätigkeit bedingt wird, die mit dem Bluten abgeschnittener Zweige unserer Bäume und mit dem Auslaufen von Saft, wie es von Coulomb, Du Hamel und Hartig beschrieben wurde, und welches nur bei raschen Temperaturwechseln im Winter stattfindet, nicht in direktem Zusammenhange steht.

Auch verdanke ich meinem Freunde Wilhelm Hofmeister eine Reihe von Angaben über Ausflussmengen und die dabei stattfindenden Temperaturwechsel, welche in Bezug auf kleine und einjährige Pflanzen aufs bestimmteste zeigen, dass das Bluten in diesen Fällen eine Erscheinung ist, welche mit dem Bluten der Bäume im Winter bei raschem Temperaturwechsel nicht in eine Reihe gestellt werden darf.

Nach dem Allen scheint es mir nun ausgemacht, dass man die Erscheinungen des Saftausfliessens aus lebendigen oder wenigstens frischen Pflanzen und Pflanzentheilen in zwei Reihen einordnen muss, welche in Bezug auf die Ursachen des Ausflusses durchaus verschieden sind. In der einen Reihe haben wir solche Erscheinungen, welche von den Quellungsgesetzen des Holzes bedingt sind, dagegen mit der Lebensthätigkeit der Vegetation kaum einen unmittelbaren Zusammenhang zeigen. Hierher gehört das Bluten abgeschnittener Zweige, die von Du Hamel oben angeführten Thatsachen und die mitgetheilten Beobachtungen Hartig's. In der anderen Reihe steht das Ausfliessen des Saftes bei dem Rebstock, den Lianen, den Palmen, den Agaven, den einjährigen Gewächsen (über die Letzteren

<sup>1)</sup> A. v. Humboldt: *Neu-Mexiko u. s. w.* Buch IV. Kap. IX. (bei Meyen *Pfl.-Phys.* II., p. 85). Zur Zeit, wenn der Blüthenschaft sich entwickeln soll, werden die jüngsten Blätter ausgeschnitten und die Wunde erweitert; eine Pflanze giebt in 24 Stunden gewöhnlich 200 Kubikzoll, davon fliessen <sup>2</sup>/<sub>3</sub> Vormittag, <sup>3</sup>/<sub>3</sub> bei Nacht aus. Das Ausfliessen dauert ununterbrochen 4—5 Monate und in dieser Zeit giebt eine Pflanze im Ganzen 45—50000 Kubikzoll Saft.



siehe W. Hofmeister, Berichte der k. sächs. Ges. der W. 8. August 1857), auch scheint es mir natürlich, hierher die wässrigen Ausseidungen der Aroideen, an den Spitzen und Blatträndern der Gräser, an den Zahnspitzen von Alehemilla, von Chelidonium, von allen Kohlarten und vielen anderen Pflanzen zu stellen. Alle diese Ersehnungen werden offenbar dadurch bedingt, dass die Wurzeln aus dem Boden Flüssigkeit aufnehmen, auch dann, wenn dieselbe an den Blättern nicht ausdünsten kann, dass die Wurzeln mehr aufnehmen als innerhalb der Pflanze Raum finden kann. So lange die Pflanze unversehrt ist, macht sich dieser Saftdruck dadurch geltend, dass an gewissen Stellen, wo Gefässbündel endigen, Wassertropfen ausgepresst werden; sobald dagegen die Pflanze verwundet wird, bewirkt der von der Wurzel ausgehende Druck einen kontinuierlichen Ausfluss. Durch die Verwundung wird die Wurzelthätigkeit erst ungehindert entwickelt. Offenbar würde eine Agave in 4—5 Monaten, wenn sie unverletzt ist, nicht 40—50000 Kubikzoll Wasser aufnehmen und aushauchen, wenn aber das obere Stammende durchgeschnitten und der Ausfluss möglich ist, so nimmt die Wurzel diese enorme Wassermenge auf. Die Sache ist durchaus erklärlich. Die Wurzel nimmt, unabhängig von den oberen Theilen, immerfort Wasser auf und treibt es nach oben; aber wenn die oberen Theile unverletzt, allseitig geschlossen sind, so tritt bald ein Maximum von Spannung ein, die Pflanze ist mit Wasser so erfüllt, dass die Wurzel kein neues mehr hinantreiben kann, sobald aber am oberen Theile eine Abflussöffnung gemacht wird, so treibt die Spannung das Wasser hinaus, die Spannung mindert sich und die Wurzel kann nun in ihrer Thätigkeit ungehindert fortfahren. Das sind also ganz andere Ersehnungen, als die durch Temperaturerhöhung bewirkten Ausflüsse an Hölzern. Es ist mir jedoch nicht ganz unwahrscheinlich, dass sich bei der Rebe, der Birke, dem Ahorn beide Ursachen im Frühjahr gelegentlich vereinigen, um den Ausfluss zu bewirken.

Es giebt noch zwei andere Ersehnungen, welche bisher unerklärt, durch die von mir aufgestellten Sätze ihre Erklärung finden, nämlich der grössere Wasserreichthum der Bäume im Winter und das von Theodor Hartig mit Nachdruck hervorgehobene Verhältniss, dass bei uns die Bäume grade zu der Zeit bluten, wo sie am wenigsten Wasser enthalten.

Du Hamel hat zuerst bewiesen, dass die Hölzer im Winter mehr Wasser enthalten, als im Frühling; seine Angaben beziehen sich meist auf Eichen, die nicht bluten. In dem ersten Theile der exploitation des bois finden sich zahlreiche Angaben hierüber, z. B. Seite 261 (der Schöllnbach'schen Uebersetzung), dann Seite 244, wo er zeigt, dass auch die Erlen im Dezember mehr Wasser enthalten als im Oktober und im Mai, ferner Seite 246—250 zeigt er, dass die Eichen im März und April (zur Zeit der sogenannten Saftfülle) weniger Wasser enthalten, als vom August bis Februar. Offenbar kann die Transpiration im März und April noch keine Vermin-

derung des winterlichen Wassergehaltes bewirken, um so mehr, als um diese Zeit die Wurzeln bereits anfangen Wasser aufzunehmen, während noch keine Blätter vorhanden sind. Die Frage ist aber, wohin kommt das Wasser, welches im Dezember und Januar im Holze war, wenn im März und April der Stamm plötzlich ärmer an Wasser wird. Die Wasserbestimmungen sind sämmtlich nur an Stammstücken gemacht; aus dem Satze, dass das Vegetationswasser sich immer in die kälteren Theile hinbegiebt, folgt einfach, dass bei der steigenden Temperatur im März und April, wo der Boden noch die Winterkälte bewahrt, ein Theil des Wassers aus dem Stamme gegen die Wurzel hinzieht, da diese kälter ist, dass folglich der Stamm um diese Zeit an Wasser ärmer ist als früher. Bei der grossen Komplikation dieser Verhältnisse wäre es jedoch nicht rathsam, hierin den alleinigen Grund sehen zu wollen; es ist immerhin möglich, dass noch andere Einflüsse in gleichem Sinne mitwirken.

Theodor Hartig hat besonders auf das scheinbar paradoxe Verhalten hingewiesen, dass die blutenden Hölzer zur Zeit des Blutens weniger Wasser enthalten als zu anderen Zeiten (botan. Zeitung 1858, S. 333). Hierbei drängt sich zunächst die Frage auf, wie es möglich sei, dass ein Stamm zur Zeit seines grösseren Wassergehaltes im Sommer bei dem Durchschneiden trocken bleibt, dagegen bei geringerem Wassergehalt im Frühjahr blutet. Aus meinen Untersuchungen geht fürs Erste hervor, dass der absolute Wassergehalt in Bezug auf das Bluten überhaupt von geringer Bedeutung ist, dass also die Möglichkeit des Blutens nicht von dem grössten Wassergehalt des Holzes abhängig sein kann, wie man lange Zeit glaubte. Dass das Bluten in die Zeit fällt, wo die Bäume weniger Wasser enthalten als sonst, kann als ein Zufall betrachtet werden, in so weit es in der natürlichen Ordnung der Dinge überhaupt erlaubt ist von Zufall zu reden; die wahre Ursache, warum die Bäume im Frühjahr und am Ende des Winters bluten, liegt aber einfach darin, dass zu dieser Zeit die raschen Temperaturwechsel am häufigsten sind. Weder Wassergehalt, noch die frühere Temperatur an sich sind die Ursachen des Blutens, sondern die raschen Temperaturerhöhungen, welche einen Theil des gebundenen Wassers frei machen, der bei länger anhaltender höherer Temperatur wieder gebunden wird. Hierin liegt ein weiterer Grund dafür, das hier betrachtete Bluten von dem Wasserausfluss der Reben, Palmen, einjährigen Kräuter u. s. w. zu sondern; denn diese letzteren Erscheinungen sind von dem Temperaturwechsel nur in so fern abhängig, als die Temperatur die Vegetation überhaupt beeinflusst, sie sind daher nicht bloss auf das Frühjahr beschränkt, sondern an die grössere oder geringere Lebhaftigkeit der vegetativen Prozesse gebunden.

Tharaudt, den 10. Juni 1860.

**Zusatz zu vorstehender Abhandlung.**

(1892.)

Die in dieser Abhandlung dargestellten Thatsachen habe ich 1865 in meiner „Experimentalphysiologie“, dann in den 4 Auflagen meines Lehrbuches der Botanik 1868—1874 und in meinem Werk: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ 1882 und 1887 weiter durchdacht dargestellt und besonders finden sie ihre einfache Erklärung in der unten folgenden Abhandlung über die „Porosität des Holzes“. Für die hier als „Quellungserscheinungen“ bezeichneten Vorgänge am Holz genügt es zu wissen, dass in den Hohlräumen der Holzzellen ein Quantum Wasser enthalten ist neben einem leeren Raum, der Wasserdampf enthält. Durch die Wärmeausdehnung dieses Wasserdampfes bei Temperatur-Erhöhung wird ein entsprechender Theil des in den Hohlräumen enthaltenen Wassers durch die Holzzellwände ausgestossen, durch Abkühlung eingesogen, weil die Zellwände des Holzes bei den kleinsten Druckdifferenzen für Wasser permeabel sind, wie ich in „Porosität des Holzes“ gezeigt habe.

•

---



## XXI.

1869 bis 1873.

Aus einer Abhandlung von Hugo de Vries: „**Ueber das Welken abgeschnittener Sprosse**“ entnehme ich, der Vollständigkeit wegen, die hier folgenden, von mir gemachten Beobachtungen, welche der Genannte sodann weiter verfolgt hat. — Die Abhandlung findet sich in Bd. I., p. 287 (1873) der: „Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg, herausgegeben von J. Sachs“. — Ich lege besonders deshalb Werth auf diese kurze Mittheilung, weil sie später für die richtige Beurtheilung meiner sogenannten „Imbibitionstheorie“ von Bedeutung sein wird. —

Die ersten Seiten der genannten Abhandlung lauten nun, wie folgt:

„Es ist eine bekannte, im Pflanzenreich ziemlich weit verbreitete Erscheinung, dass grossblättrige Sprosse, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt, deren Transspiration aber sehr beträchtlich ist, nach einiger Zeit anfangen zu welken, wenn man sie frisch von der Pflanze abgeschnitten und in Wasser gestellt hat. Um sie wieder frisch zu machen, genügt es, das Wasser nicht durch einfache Saugung aufnehmen zu lassen, sondern es mittelst Druck in die Pflanze hinein zu pressen. Sachs, der diesen Versuch zuerst machte, fand, dass in vielen Fällen ein Quecksilberdruck von 8—10 cm hinreichend war, die welken Sprosse innerhalb 10 Minuten bis einer halben Stunde wieder turgescens zu machen<sup>1)</sup>. Bei einer späteren Ausdehnung dieser Untersuchungen fand er, dass die durch Druck wieder frisch gemachten Sprosse auch dann noch turgescens bleiben, wenn durch den Verbrauch des Wassers im Apparat für die Verdunstung der Blätter das Quecksilber in dem offenen Rohre sich so gesenkt hat, dass es um 8 bis 10 cm oder auch mehr tiefer steht als in dem durch die Pflanze geschlossenen

---

<sup>1)</sup> Sachs, Lehrbuch d. Botanik, 2. Auflage, S. 575.

Rohre; mit anderen Worten, dass die durch Druck wieder turgescent gewordenen Sprosse später auch bei negativem Druck frisch bleiben können (so bei *Helianthus annuus*, *Nicotiana*, u. v. A.).

Ferner fand er, dass der Wurzelstumpf solcher Pflanzen, wenn man sie während der Verdunstung durchschneidet, in den ersten Stunden Wasser einsaugt, und erst später anfängt, Saft ausfliessen zu lassen, dass aber die Menge des ausgeschiedenen Saftes immer geringer, oft viel geringer ist als die Menge des, während derselben Zeit vom abgeschnittenen und in Wasser gestellten Gipfel aufgenommenen Wassers, ungeachtet dieser oft sehr stark welkt, also weniger aufnimmt, als er im gesunden Zustande aufnehmen würde.

Im Anfang des Sommers 1871 theilte Herr Professor Sachs mir diese Beobachtungen mit, und forderte mich auf, die bei diesen Untersuchungen noch unbekannt gebliebene Ursache des Welkens solcher Sprossgipfel zu erforschen. Herr Professor Sachs hatte die Güte, mir die Veröffentlichung der von ihm gemachten Versuche, woraus er obigen Schluss ableitete, an dieser Stelle zu erlauben. Da sie den Ausgangspunkt für meine (de Vries') Untersuchungen über die genannte Frage bilden, schicke ich sie der Mittheilung dieser voran.

#### I. Versuch. *Tithonia tagetiflora* (eine Composite).

Eine im Topf im Freien erwachsene, kräftige Pflanze mit blühendem Terminalkopfe, zahlreichen Blättern und kleinblättrigen Achselknospen wurde am 15. Aug. 1870 Abends 4 Uhr nach einem sonnigen Tage in's Zimmer genommen und der Stengel 7 cm über der Erde durchschnitten. Auf den Wurzelstumpf wurde ein Glasrohr aufgesetzt, und in dieses 20 cm hoch Wasser gegossen. In den ersten 40 Minuten sog der Wurzelstumpf aus dem Rohr 1,1 ccm, und bis zum 16. August 8 Uhr früh noch 1,3 ccm, dann fing er an, Wasser auszuschcheiden. Jetzt wurde ein neues Ausflussrohr aufgesetzt, in dem der Druck auf die Schnittfläche konstant = 0 war. Seit der Zeit schied der Wurzelstumpf mehrere Tage hindurch Wasser ab, und zwar in den ersten 24 Stunden 4,0 ccm, in den drei folgenden Tagen je 2,0—2,6 ccm. (Temperatur der Erde im Topf 16,2°—21,4° C.)

Der Gipfel wurde sogleich nach dem Abschneiden mittelst eines doppelt durchbohrten Kautschukpfropfes auf einen mit Wasser gefüllten Cylinder gesetzt; durch das zweite Loch wurde ein Wasser-Manometer angebracht, um die Saugung abzulesen. In den ersten 40 Minuten, also in der Zeit, wo der Stumpf 1,1 ccm aufsog, sog der Gipfel 2,7 ccm Wasser; er begann sofort zu welken. Am 16. August, 8 Uhr früh, war der Gipfel ganz welk, alle Blätter und Zweige hingen herab, er hatte 40 ccm gesogen. Um 9 Uhr 20 Min. wurde der Gipfel in ein U-förmiges Rohr gesetzt, und das Wasser unter 20 cm Quecksilberdruck hineingepresst. Nach etwa 5 1/2 Stunden war der Hauptstamm wieder straff, die Blüthe aufgerichtet,

die Blätter aber noch welk. Es waren 25 ccm gesogen und dadurch das Quecksilber in beiden Schenkeln des Rohres auf ein gleiches Niveau gekommen. Jetzt wurde neues Wasser eingefüllt, und wieder unter einen Druck von 20 cm Quecksilber versetzt. In weiteren 17 Stunden hatte der Gipfel fast alles Wasser, nämlich 48 ccm aufgesogen, und dabei das Quecksilber auf 10 cm Höhe hinaufgehoben. Dabei waren der Hauptstamm und die Blüthe frisch geblieben; die Blätter aber noch welk. Die Lufttemperatur während dieses Versuches war ziemlich konstant 21—22° C.

## II. Versuch. *Nicotiana latissima*.

Kräftige, im Topf im Freien erwachsene blühende Pflanze mit 10 grossen Blättern. Am 10. August 1870 um 7 Uhr Abends wurde der Stamm oberhalb des zweitunteren Blattes durchschnitten, und der Gipfel mit acht Blättern ins Wasser gestellt; der Stumpf wurde, nach Wegnahme der Blätter und Verschmierung der Narben mit Maskenlack, mit einem Abflussrohr versehen, in welchem der Druck auf die Schnittfläche = 0 war. Die Pflanze hatte die beiden letzten Tage während starken Regens draussen gestanden; dennoch sog der Stumpf ein wenig Wasser ein (etwa 0,5 ccm). Die folgende Tabelle enthält die vom Wurzelstumpf abgeschiedenen Saftmengen, und die in gleichen Zeiträumen vom Gipfel ausgesogenen Wassermengen.

Tag 1870.	Stunde.	Temperatur ° C.		Pro Stunde berechnete		Bemerkungen.
		Erde.	Luft.	Ausfluss- menge in cem.	Saugung des Gipfels in cem.	
10. Aug.	7 Ab.					Anfang.
11. Aug.	8 Früh	18,9	19,5	0,03	3,0	} Meist Regen, Luft feucht.
	10,15	19,2	20,2	0,15	4,4	
	12,30	19,6	20,7	0,15	3,6	
	4,5	20,6	21,9	0,24	4,8	
	5,10	—	—	0,13	—	
12. Aug.	8 Fr.	19,2	20,5	0,10	2,6	} Meist Regen, Luft feucht.
	10,0	—	—	0,30	2,5	
	12,0	—	—	0,30	5,0	
	3,30	—	—	0,31	2,2	
	5,0	21,1	21,7	0,10	3,3	
13. Aug.	7,30	19,4	20,5	0,13	0,82	13. Aug. Heiteres Wetter.
	9,30	—	—	0,30	1,5	} Am Gipfel das unterste Blatt welk und ver- dorben.
	11,30	20,4	22,4	0,27	1,0	
	4,45	21,2	22,1	0,20	1,6	
	5,45	21,2	22,1	0,10	1,0	} Das zweituntere Blatt welk, alle Blätter et- was schlaff.
14. Aug.	8,30	19,1	20,7	0,10	0,72	
	10,30	19,9	21,6	0,25	0,5	} Neu gegossen.
	12,0	20,4	22,2	0,20	1,4	
	3,30	21,2	22,5	0,20	0,6	
	4,45	21,2	21,7	0,12	0,6	} Alle Blätter deutlich welk, die beiden unteren ver- dorben.
15. Aug.	8 Fr.	19,6	20,6	0,11	0,84	
	10,0	20,1	22,6	0,2	1,0	
	2,15	21,5	22,6	0,21	—	
				15,7cem.	20,0cem.	Summe für die ganze Zeit berechnet.



III. Versuch. *Cucurbita Pepo*.

An einer im Topf erwachsenen, nicht starken Pflanze wurde 25. Juli 1869 Abends um 4 Uhr der Stengel in einiger Entfernung oberhalb der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Ausflussrohr aufgesetzt. Anfangs wurden Luftblasen abgeschieden, seit 26. Juli 12 Uhr aber nicht mehr. Von da bis 28. Juli 8 Uhr früh, wurden 11,4 ccm Saft ausgeschieden, bei einer Temperatur der Erde im Topfe von 20,8—23,4° C.

Der abgeschnittene Gipfeltheil mit 13 ausgewachsenen Blättern hat von dem Augenblick des Abschneidens ab, in den ersten 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden nur 6 ccm gesogen, und war dabei sehr stark gewelkt. Bis zum 28. Juli 8 Uhr früh blieb der Gipfel welk und sog dennoch 14 ccm auf. (Lufttemperatur 21,8—23,4° C.) Obgleich der Gipfel also fortwährend sehr welk war, sog er doch mehr Wasser auf, als vom Wurzelstumpf in der gleichen Zeit abgeschieden wurde.

IV. Versuch. *Helianthus annuus*.

Ein im Topfe erwachsenes Exemplar wurde am 26. Juli um 10 Uhr früh in einiger Entfernung über der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Rohr gesetzt. Nach 6<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Stunden war im Rohr das Wasser um 2,1 ccm vermehrt; der Gipfel hatte aber 9,5 ccm Wasser aufgesogen; dabei waren aber die Blätter gewelkt. Temperatur der Erde 20—22° C.; der Luft 18° C.

V. Versuch. *Helianthus annuus*.

Eine ähnliche Pflanze wurde in gleicher Weise behandelt.

Ausscheidung des Wurzelstumpfes in 4 Stunden bei 20° C. Bodentemperatur = 0,5 ccm.

Aufsaugung des Gipfels in 4 Stunden bei 15° C. Lufttemperatur = 1,2 ccm.

Dabei welkte der Gipfel ein wenig. (30. Juni 1869.)

Die hier in Betracht kommenden Pflanzen, deren abgeschnittene und in Wasser gestellte Gipfel und Sprosse, bei normaler Verdunstung, bald zu welken anfangen, verhalten sich also in Bezug auf den Druck des Wassers im Innern der lebendigen Pflanze genau so, wie die übrigen Pflanzen: Während kräftiger Verdunstung herrscht in sämtlichen Theilen der Pflanze bis in die Wurzel hinein ein negativer Druck, und erst einige Zeit nachdem durch das Abschneiden des Stengels die Verdunstung aufgehört hat, kann sich der positive, von der Wurzel ausgehende Druck an Schnittflächen bemerklich machen. Die in Wasser gestellten gewelkten Sprossgipfel dieser Pflanzen können durch positiven Druck wieder frisch gemacht werden; einmal wieder frisch geworden, bedürfen sie aber, um

turgescient zu bleiben, des positiven Druckes ebensowenig wie die unverletzte Pflanze<sup>1)</sup>).

Beim Abschneiden von dem Wurzelsystem<sup>2)</sup> oder von dem Hauptstamme erfahren solche Sprossgipfel also eine Veränderung, deren Folge das Welken ist, und welche durch einen kurze Zeit dauernden, positiven Druck beseitigt werden kann.“ — Hier beginnt die weitere Untersuchung von de Vries.

---

1) Den Anhängern der Kapillartheorie betreffs des aufsteigenden Transspirationstromes wird es obliegen, neben vielen anderen auch diese Thatsache zu erklären, die für meine „Imbibitionstheorie“ durchaus keine Schwierigkeit darbietet. Zusatz 1892.

2) Die einfachen Einrichtungen für derartige Versuche findet man in meinen Vorlesungen (Auflage II, p. 250 und 256) abgebildet. Zusatz 1892.

## XXII.

### Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms in transspirirenden Pflanzen.

1877 bis 1878.

(Aus den „Arbeiten des botan. Instituts“ in Würzburg, Bd. II., p. 148, 1878.)

Durch die hier folgenden Mittheilungen beabsichtige ich einen Beitrag zur Beantwortung der Frage zu liefern, in welchen Gewebeformen der sogenannte aufsteigende Saftstrom (Wasserstrom) transspirirender Pflanzen sich bewegt und mit welcher Geschwindigkeit er unter sehr günstigen Transpirationsbedingungen von den Wurzeln zu den Blättern emporsteigt. Auf die Meehanik dieser Bewegungen werde ich hier jedoch nicht eingehen, da ich diese in einer ausführlichen Bearbeitung der „Porosität des Holzes“<sup>1)</sup> später zu behandeln gedenke. Speziell kommt es mir hier darauf an, zu beweisen, dass die Lösung des salpetersauren Lithiums ein sehr brauchbares Mittel zur Beantwortung obiger Fragen darbietet, vorausgesetzt, dass zunächst gewisse Vorfragen erledigt sind.

Bekanntlich wurden Lithiumsalze zuerst seit 1871 von Me Nab im fraglichen Sinne angewendet und später von Pfitzer verwerthet; Me Nab's Angaben erfuhren jedoch Einwürfe von Seiten Wiesner's und die Versuche Pfitzer's so wie die Me Nab's gaben mir in meiner soeben eitirten Abhandlung zu Bedenken betreffs ihrer Methode Anlass. So, wie die Sache jetzt liegt, dürfen wir in dem Lithium zwar ein sehr beachtenswerthes Mittel weiterer Forschung erblicken; die bis jetzt damit erzielten Resultate jedoch dürften vor einer eingehenden Kritik sich als unhaltbar erweisen.

Um nun einerseits den Standpunkt für diese Kritik zu gewinnen und andererseits die Vorzüge des Lithiums vor anderen bisher angewandten Mitteln in's Licht zu stellen, wird es nöthig sein, etwas weiter auszuholen.

---

<sup>1)</sup> Vergl. meine vorläufige Mittheilung über „Porosität des Holzes“. Würzburg 1877 in Sitzungsber. der phys. med. Gesellschaft.



## § 1. Kritik der bisherigen Methoden.

a) Betreffs des Weges, den der aufsteigende Wasserstrom verfolgt, giebt das alte, (bei Koniferen und dikotylen Holzpflanzen) so oft wiederholte Verfahren, durch Wegnahme eines Rindenringes die Kontinuität aller das Holz umgebenden Gewebsschichten zu unterbrechen, insofern genügende Auskunft, als (da das fehlende oder vertrocknete Mark nicht in Betracht kommt) der Erfolg zeigt, dass durch die Operation die Wasserzufuhr zu den stark transspirirenden Blättern nicht wesentlich beeinträchtigt wird; denn wäre dies der Fall, so müssten die Blätter in kurzer Zeit welken, ja verdorren, was bekanntlich nicht geschieht, wenn der ringförmig entblösste Holzkörper (Splint) durch eine Ligatur vor dem Austrocknen geschützt wird.

Nun leidet aber dieser ebenso einfache als schöne Versuch an dem Uebelstand, dass er bei Stämmen mit zerstreuten Holzbündeln, wie denen der Farne und Monokotylen, nicht durchführbar ist. Zwar liegt der Analogieschluss, dass die Holzfasern überall dieselbe Bedeutung als Wasser leitende Elemente haben, wie bei den Koniferen und Dikotylen, sehr nahe und er wird durch die Wahrnehmung unterstützt, dass Holz im physiologischen Sinne überhaupt nur in solchen Pflanzen anzutreffen ist, bei denen durch Transpiration in der Luft eine rasche Wasserzufuhr nöthig wird und dass die Holzmasse im Allgemeinen mit der Transpirationsfläche zunimmt<sup>1)</sup>; und wenn derartige Erwägungen auch keinen Zweifel lassen, dass die zerstreuten Holzbündel<sup>2)</sup> ebenso wie der kompakte Holzkörper den aufsteigenden Wasserstrom leiten, so ist es doch ein gerechtfertigter Wunsch, durch Versuche dies anschaulich zu beweisen. Man hat bis auf die neueste Zeit geglaubt, diesen Beweis dadurch erbringen zu können, dass man färbende Lösungen von abgeschnittenen Zweigen aufsaugen liess; indem sich hierbei nur oder vorwiegend die zerstreuten Holzbündel färbten, schloss man, dass diese allein die farbige Flüssigkeit fortleiten und dass sie unter normalen Verhältnissen auch den aufsteigenden Wasserstrom führen. Der so geführte Beweis für diesen aus anderen Gründen richtigen Schluss ist jedoch durchaus zu verwerfen. Die Färbung der Holzbündel beweist eben nur, dass sie sich färben, d. h. den ihnen dargebotenen Farbstoff festhalten, aufspeichern; die Nichtfärbung der übrigen Gewebeschichten beweist ebenso nur, dass sie den Farbstoff nicht festhalten, nicht färbungsfähig sind; ob die färbende Flüssigkeit oder nur das Lösungswasser in alle Gewebeschichten eindringt, wird durch das genannte Versuchsergebniss nicht bewiesen, wie schon die tägliche Erfahrung bei mikrochemischen Reaktionen

1) Vergl. Sachs Lehrbuch IV. Aufl. p. 647—648.

2) Ich möchte hier nachträglich bemerken, dass ich die die Gefässbündel der Palmen, Yuccaceen u. s. w. begleitenden Sclerendymscheiden den Holzfasern der Dikotylen gleichstelle. Zusatz 1892.

hinlänglich zeigt. Jeder Mikroskopiker weiss, dass ein Quer- oder Längsschnitt durch die verschiedenen Gewebeformen eines Stengels u. s. w., mit färbenden Lösungen behandelt, sich keineswegs in seiner ganzen Ausdehnung gleichförmig färbt; dass vielmehr nur gewisse Gewebeformen (besonders das Holz) die Färbung annehmen, während die anderen farblos bleiben, obgleich in diesem Falle ja sämtliche Zellen des mikroskopischen Schnittes mit der färbenden Lösung in innigste Berührung kommen. Um nur ein Beispiel zu nennen, färbt das schwefelsaure Anilin<sup>1)</sup> auf einem mikroskopischen Schnitt nur die verholzten Zellen gelb, gleichgültig ob sie dem Holz oder einem andern Gewebe angehören; alle nicht verholzten Zellen bleiben ungefärbt und ähnlich verhalten sich viele Farbstofflösungen. — Lässt man nun derartige Lösungen durch den Querschnitt eines transspirirenden Zweiges aufsaugen, so werden eben auch in diesem nur die färbungsfähigen Zellen sich färben, die nicht färbungsfähigen farblos bleiben, und es wird durchaus ungewiss bleiben, ob sich die Flüssigkeit nicht auch in diesen bewegt habe. Dass dies aber wirklich der Fall sein kann, habe ich bereits in meiner Mittheilung über die Porosität des Holzes gerade für das schwefelsaure Anilin bewiesen. Stellt man einen Zweig von *Annona ovata* in eine Lösung dieses Salzes, so findet man nach einigen Tagen das Holz bis zur beträchtlichen Höhe hinauf intensiv gelb, das parenchymatische Gewebe der Rinde und des Markes farblos. Mitten in dem farblosen Mark jedoch liegen vereinzelte verholzte Steinzellen, welche ebenfalls intensiv gelb gefärbt sind. Da diese das färbende Salz nur durch Vermittelung der umliegenden farblosen Markzellen erhalten können, so folgt, dass auch in diesen letzteren sich das schwefelsaure Anilin bewegt hat. In diesem Falle ist es zudem ungewiss, ob das Salz von unten her im Mark aufgestiegen ist, oder ob es im Holze aufsteigend von diesem aus quer in das Mark eindringt. Dass die im Holz aufsteigende Salzlösung quer hinüber in die Rinde geleitet wird, nicht in dieser aufzusteigen braucht, zeigt aber folgender Versuch. Von einer lebenden Tanne (*Abies pectinata*) wurde der Stammgipfel abgeschnitten. Einige Centimeter oberhalb des Schnittes wurde ein ungefähr 1 cm breiter Rindenring weggenommen und das entblösste Holz mit Stanniol dicht umwickelt. Der untere Schnitt blieb (im Winter) einige Tage in einer Lösung von schwefelsaurem Anilin, während die zahlreichen Blätter transspirirten. Als darauf der Stamm gespalten wurde, war das Holz bis zu 30 cm Höhe über der Ringwunde gelb gefärbt. Die in der Rinde der Tanne liegenden verholzten dickwandigen, verzweigten Spikularzellen waren aber ebenfalls intensiv gelb geworden, obgleich sie durch mehrere Schichten farblosen Gewebes von dem Holz getrennt waren. Diese

1) Die Gelbfärbung verholzter Zellen durch schwefelsaures Anilin wurde von Ruge entdeckt (Pogg. Ann. 1834. Bd. 31, p. 65). Vergl. ferner Schapring in Dingler' polyt. Journ. 1865. Bd. 176, p. 166.

farblosen Zellen hatten also, ohne sich zu färben, das Salz aus dem Holz quer durch den Bast zu den Spikularzellen hinüber geleitet. Genau dasselbe Resultat erhält man bei Aesten von *Populus dilatata*, wo in der äusseren Rinde eine Schicht sogenannter Steinzellen liegt, welche sich durch das im Holz aufsteigende Anilinsalz gelb färben.

Demnach kann aus der Färbung auf den von der Flüssigkeit verfolgten Weg nicht ohne Weiteres geschlossen werden; hätte die *Annona* im Mark, die Tanne und Pappel in der Rinde nicht Zellen, welche sich ähnlich wie das Holz färben, so hätte man glauben können, das schwefelsaure Anilin habe sich ausschliesslich im Holz und gar nicht im Parenchym des Markes, resp. der Rinde bewegt.

Durch diese Angaben soll nun keineswegs etwa behauptet werden, dass die Rinde und das Mark betreffs der Wasserleitung in transpirirenden Pflanzen dieselbe Rolle spielen wie das Holz; das wäre durchaus irrig; aber sie beweisen, dass es ganz unzulässig ist, aus der Färbung gewisser Gewebeschichten zu folgern, dass nur diese allein bei der Fortleitung der färbenden Lösung betheiligt sind. Wenn es also darauf ankommt, zu beweisen, dass die zerstreuten Holzbündel der Farne und Monokotylen den aufsteigenden Wasserstrom ebenso wie das kompakte Holz der Dikotylen und Koniferen leiten, so wird man sich nach anderen Beweismitteln umsehen müssen; färbende Flüssigkeiten sind dazu unbrauchbar.

So verhält es sich, wenn abgeschnittene Zweige die färbenden Lösungen mit dem Querschnitt aufnehmen. Noch viel weniger lehren die gelösten Farbstoffe, wenn sie den unverletzten Wurzeln dargeboten werden. Als Baillon<sup>1)</sup> weissblühende Hyacinthen sich so entwickeln liess, dass ihre Wurzeln in eine Auflösung des rothen *Phytolacca*-Farbstoffes tauchten, nahmen sie aus dieser zwar das zum Wachsthum und zur Transpiration nöthige Wasser auf, liessen aber den Farbstoff selbst zurück, so dass die an Volumen abnehmende Lösung immer dunkler wurde, während an den weissen Blüthen keine Färbung zu merken war, die sich dagegen nach kurzer Zeit einstellt, wenn abgeschnittene Hyacinthenschäfte oder die mit Wundflächen versehene Zwiebelbasis selbst in die Farblösung tauchen. Die Wurzelrinde färbt sich nicht nur nicht, sondern sie hindert den Farbstoff, an die färbungsfähigen Theile zu kommen, eine Thatsache, von der ich mich vor Jahren bezüglich verschiedener anderer Farbstoffe überzeugte, die erst dann Färbung der Gefässbündel in Wurzel und Stamm lebender Pflanzen erzeugten, wenn durch ihren schädlichen Einfluss die Wurzeln abgestorben waren, und die toten Zellen dem Eindringen des Farbstoff's bis zu den Holzbündeln kein Hinderniss mehr entgegengesetzten. — Um also die Frage nach dem Wege, den der aufsteigende Saftstrom verfolgt, an gesunden lebenden Pflanzen mit

<sup>1)</sup> Baillon in *Comptes rendus* 1875. T. 80. p. 428.



Wurzeln zu beantworten, wird man ebenfalls auf die Hilfe der Farbstofflösungen verzichten müssen.

Das schwefelsaure Anilin dringt durch Wurzeln zwar sofort ein, tötet diese aber ebenso wie andere von ihm durchdrungene Gewebe, und kann schon deshalb nicht benutzt werden, die Vorgänge in der lebenden Pflanze zu verfolgen<sup>1)</sup>.

Dass nun das Holz, nämlich das echte verholzte Holz, der Weg für den aufsteigenden, durch Verdunstung der Blätter bedingten Wasserstrom ist, wird hinlänglich durch die Erfolge der Ringelung und die oben angedeuteten Erwägungen über die stattfindende Relation zwischen Transpiration und Holzbildung bewiesen. Ob nebenbei die den Holzfasern so ähnlichen, zuweilen auch verholzten Bastfasern, sclerenchymatische Schichten in Mark und Rinde u. dergl. ebenfalls dem aufsteigenden Saftstrom dienen, ist jedenfalls weiterer Untersuchung vorbehalten, da das wenige darüber etwa Bekannte an den oben gerügten methodischen Fehlern leidet. (Vergl. jedoch Anm. 2, p. 474 vom Jahre 1892.)

b) Die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms im Holz hat man nach sehr verschiedenen Methoden zu bestimmen gesucht, die sich aber bisher sämmtlich als unbefriedigend erwiesen haben.

1. Druck<sup>2)</sup>. Schon Hales, Camus, Du Hamel, später de la Boucherie, Theodor Härtig und Rauwenhoff u. A. haben die Filtration von Wasser und wässrigen Lösungen durch frisches Holz unter sehr verschiedenem Druck beobachtet. Die Beobachter verfolgten dabei Fragen anderer Art, nicht eigentlich die, die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im lebenden Holz zu bestimmen.

Da ich in meiner späteren Abhandlung über die Porosität des Holzes<sup>3)</sup> auf die Filtrationsfähigkeit desselben näher einzugehen gedenke, so will ich hier nur darauf hinweisen, dass aus der Geschwindigkeit der Filtration durch frisches Holz auf die Geschwindigkeit des emporsteigenden Saftstroms in transpirirenden Pflanzen überhaupt kein Schluss gezogen werden kann, weil dieser Vorgang gar nicht auf Filtration unter Druck beruht, sondern durch ganz andere Ursachen hervorgerufen wird. Höchstens könnten derartige

1) Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass die von den älteren Botanikern, besonders P. De Candolle betonte Thatsache, dass sich die Wurzelspitzen zuerst und am intensivsten färben, wenn die Wurzeln in Farbstofflösungen tauchen, einfach darauf beruht, dass dieselben, indem sie absterben, sich bei ihrem grossen Protoplasmagehalt stärker färben als die übrigen Theile; die frühere daraus gezogene Folgerung, die Wurzelspitzen seien die Organe der Nahrungsaufnahme, ist ein Irrthum, der heute keiner Erwähnung mehr werth sein sollte.

2) Rauwenhoff: Phyto-physiolog. Bijdragen II, Amsterdam 1868, woselbst die Litteratur zusammengestellt ist.

3) Vergl. einstweilen die vorläufige Mittheilung unter diesem Titel (Würzburg 1877).

Versuche einige Auskunft darüber geben, wie das Wasser in blutenden Weinstöcken u. dergl. von der Wurzel aus hinaufgepresst wird. Bei stark transpirirenden Pflanzen aber besteht, wie ich gezeigt habe<sup>1)</sup>, ein derartiger Druck von unten her nicht; unsere gegenwärtige Betrachtung aber betrifft ausschliesslich den durch die Transpiration in Bewegung gesetzten aufsteigenden Strom, der mit dem Wurzeldruck schon deshalb nichts zu thun hat, weil er auch an abgeschnittenen Aesten, wenigstens anfangs, in beinahe normaler Form fort dauert, wenn ihr Querschnitt in Wasser taucht. Wird ein solcher, wie ich ebenfalls früher gezeigt habe<sup>2)</sup>, auf den einen mit Wasser gefüllten Schenkel eines U-förmigen Rohrs gesetzt, dessen anderer Schenkel Quecksilber enthält, so bewirkt die durch Transpiration vermittelte Saugung, dass das Quecksilber in dem Wasserchenkel viele Centimeter hoch über das Quecksilberniveau des anderen Schenkels steigt; d. h. das im Holz aufsteigende Wasser überwindet einen beträchtlichen negativen Druck, wie auch die Vergleichung der Ausflussmenge eines Wurzelstumpfes mit dem weit grösseren Volumen des gleichzeitig durch den davon abgetrennten Gipfel aufgesogenen Wassers ergibt. Es wäre daher eine Vermengung ganz heterogener Erscheinungen, wenn man aus der Filtration des Wassers durch Holz unter irgend einem Druck, die Natur und Geschwindigkeit des aufsteigenden Transpirations-Stroms beurtheilen wollte<sup>3)</sup>.

2. Eine auf ganz andere Voraussetzungen gegründete Methode zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms im Holz hat neuerdings Pfitzer angewendet; sie besteht in der Beobachtung der Zeit, welche zwischen dem Begiessen der trockenen Erde und der Wiederaufrichtung welker, gesenkter Blätter der in jener eingewurzelten Pflanze vergeht<sup>4)</sup>. Pfitzer sagt jedoch selbst, es sei bei diesem Verfahren ein misslicher Umstand, dass kein Beweis dafür gegeben sei, dass diejenigen Wassermoleküle, welche im Blattstiel die Hebung (durch Turgescenz) verursachen, identisch seien mit denen, die beim Begiessen der Wurzel zugeführt wurden. Ich möchte hinzusetzen, dass die Pfitzer'sche Methode erst dann verständliche Resultate liefern könnte, wenn uns die inneren Veränderungen besser bekannt wären, welche das Welken hervorrufen; bis dahin wird man aus dieser Methode keinen gültigen Schluss auf die Geschwindigkeit der Wasserbewegung im Holz ziehen können, um so weniger, als bei Pfitzer's

---

1) Vergl. p. 471 des vorliegenden Werkes.

2) Lehrbuch IV. Aufl., p. 654, wo diese Vorgänge auch durch Bilder erläutert sind, ebenso wie in meinen „Vorlesungen“.

3) Dass der aufsteigende Wasserstrom im Holz auch nicht durch Kapillarität in Bewegung gesetzt wird, erachte ich durch meine cit. Mittheilung „über die Porosität des Holzes“ für hinreichend bewiesen.

4) Pfitzer in Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XI., p. 183.

Verfahren ein Theil des fraglichen Wassers zur Verdunstung in den Blättern, ein anderer Theil zur Wiederherstellung der Turgescenz benutzt wird.

3. Die nächstliegende und beste Methode wäre die bereits von Hales an seiner berühmten Sonnenrose angewendete, wonach das leicht zu bestimmende Wasserquantum, welches von einer transspirirenden Pflanze durch ihren Stamm emporgeleitet wird, nur durch den Querschnitt des leitenden Gewebes dividirt zu werden braucht, um die Länge (Höhe) der in gegebener Zeit emporgestiegenen Wassersäule zu finden. Wenn nur eben dieser Querschnitt bekannt wäre! leider ist dies bis jetzt nicht der Fall. Dass Hales seiner Berechnung einen viel zu grossen Querschnitt zu Grunde legte und deshalb eine viel zu kleine Steighöhe in der Zeiteinheit erhielt, habe ich bereits in meinem Handbuch der Experimentalphysiologie (1865 p. 234) nachgewiesen, wo ich auch die Methode andeutete, nach welcher der wahre leitende Querschnitt zu finden ist. Vielleicht klarer, als ich es dort gethan habe, möchte ich die hier zu lösende Aufgabe folgendermassen bezeichnen.

Es wird vorausgesetzt, dass das aufsteigende Wasser sich nur im Holzkörper bewegt, eine Thatsache, welche durch Wegnahme eines Rindenringes an der fraglichen Stelle des Beobachtungsobjectes erwiesen werden kann. Da unter normalen Verhältnissen die Lumina der Holzzellen transspirirender Pflanzen mit (verdünnter) Luft erfüllt sind, so kann das aufsteigende Wasser nur in den Wänden<sup>1)</sup> sich bewegen; es ist also das Gesamtquerschnittsareal dieser Wände zu bestimmen; aber auch dieses ist noch nicht die gesuchte Grösse; denn die Wände bestehen aus Wandsubstanz und Wasser; nur die vom imbibirten Wasser eingenommene Querschnittsfläche kann als der Querschnitt der aufsteigenden Wassersäule gelten. Ein Weg, diese Grösse zu finden, wäre der: zuerst das Querschnittsareal der feuchten, dann das der völlig trockenen Holzwände zu messen und die Differenz als den vom bewegten Wasser eingenommenen Theil des Holzes zu betrachten.<sup>2)</sup> Mit der so gewonnenen Zahl (Fläche) wäre das in der Zeiteinheit durch den Holzkörper aufgestiegene Wasservolumen zu dividiren, um die Geschwindigkeit zu finden. Ob sich die verlangte Zahl mit hinreichender Genauigkeit finden lässt, steht freilich noch dahin. Zudem beruht das Verfahren auf der Voraussetzung, dass das ganze in den Molekularporen der Wände enthaltene Wasser in gleicher Bewegung begriffen sei und dass die verschiedenen Holzwände sich wieder gleichartig verhalten, was kaum anzunehmen ist, auch wenn man das Kernholz und gewisse, vielleicht nicht der Leitung dienende Elemente des Splintes ausschliesst. — Es ist also, wie man sieht, sehr schwierig, auch

<sup>1)</sup> Dieser Schluss gilt auch, wenn die leitenden Holzzellen zum Theil mit Wasser gefüllt sind. Zusatz 1892.

<sup>2)</sup> Ist in dem Aufsatz über „Porosität des Holzes“ geschehen. Zusatz 1892.



nur annäherungsweise den Querschnitt des aufsteigenden Wasserstroms zu finden.

4. Bei den bisher dargelegten Schwierigkeiten liegt es nun nahe, von der Aufsaugung gelöster Stoffe durch transspirirende Pflanzen die Lösung des Problems zu erhoffen. Da das von den Pflanzen aufgenommene Wasser ohnehin nicht reines Wasser ist, sondern die Nährstoffe des Bodens (wenn auch in sehr verdünntem Lösungsgemenge) mitnimmt, um sie den Assimilationsorganen, welche zugleich die Transpirationsorgane sind, zuzuführen und dieselben dort anzuhäufen, so darf man im voraus als wahrscheinlich annehmen, dass es gelingen könne, durch gewisse Stoffe, welche man dem in die Pflanze eintretenden und in ihr aufsteigenden Wasserstrom beimeugt, die Geschwindigkeit des Letzteren selbst zu bestimmen. Aber auch hier treffen wir auf Schwierigkeiten, welche die Geduld und den Scharfsinn des Beobachters oft auf eine harte Probe stellen. Da die folgenden Paragraphen einer eingehenden Prüfung dieser Schwierigkeiten gewidmet sind, so will ich dieselben hier vorläufig nur kurz andeuten.

Nehmen wir zunächst an, man habe es mit unverletzten Pflanzen zu thun, welche die dargebotene Lösung mit gesunden Wurzeln aufsaugen.

Ist nun die den Wurzeln dargebotene Flüssigkeit eine Farbstofflösung, so ist nach dem oben unter a) Gesagten fraglich, ob der Farbstoff von den Wurzeln überhaupt aufgenommen wird; und es scheint, dass dies im Allgemeinen, so lange die Wurzeln gesund sind, nicht geschieht; die Farbstoffe sind für diesen Fall also ausgeschlossen. Ebenso das schwefelsaure Anilin, da es die Wurzeln sogleich tödtet; überhaupt wird jeder Stoff auszuschliessen sein, welcher wesentlich verändernd auf die Gewebe einwirkt, da durch eben diese Veränderung die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes verändert werden kann. Kommt es nun also darauf an, nicht färbende und unschädliche Stoffe zu benutzen, so wären die Nahrungsstoffe der Pflanzen gewiss die geeignetsten: Kali- und Kalksalze würden unter diesen noch dazu den Vortheil bieten, spektroskopisch leicht nachweisbar zu sein; ihre Anwendung verbietet sich aber von selbst, weil sie in allen Theilen jeder Pflanze, wenn auch in kleinen Mengen, ohnehin vorhanden sind und natürlich nicht zu erkennen ist, ob das in der Pflanze nachzuweisende Salz aus der dargebotenen Lösung stammt oder an dem untersuchten Orte schon vorhanden war.

Somit bleiben als anzuwendende Stoffe nur solche übrig, die nicht in der Pflanze als gewöhnliche Nahrungsstoffe überall verbreitet und dabei doch unschädlich und leicht nachweisbar sind und von den lebenden Wurzeln leicht aufgenommen werden. Es ist nun die schätzbare Eigenschaft des Lithiums, Salze zu bilden, welche diese für uns werthvollen Eigenschaften besitzen, z. B. das salpetersaure Lithium, von dem ich unten zeigen werde, dass es den Pflanzen, in selbst beträchtlicher Menge aufge-

nommen, nicht schadet. Die leichte und sichere Nachweisung des Lithiums durch das Spektroskop aber war es, welche Mc Nab 1871 dazu veranlasste, ein Lithiumsalz (eitroneisaures) zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms zu benutzen. Diese Eigenschaften würden aber zu dem eben genannten Zweck noch nicht hinreichen, wenn nicht festgestellt ist, dass sich das Lithium in der Pflanze mit derselben Geschwindigkeit bewegt, wie das Wasser, in welchem es gelöst ist, oder mit anderen Worten, das Lithium darf, wenn es brauchbar sein soll, von den Zellwänden und Inhalten nicht stärker angezogen werden, als das Wasser; es muss ebenso beweglich sein wie dieses; und ich werde im Folgenden Thatsaehen beibringen, welche dies zu einem hohen Grade von Gewissheit erheben.

Die grosse Mehrzahl der einschlägigen Versuche ist nun aber bisher nicht an Pflanzen mit gesunden Wurzeln, sondern an abgesechnittenen Sprossen, deren Querschnitt in die fragliche Lösung tauchte, gemacht worden. In diesem Falle kommen die färbungsfähigen Gewebsschichten, zumal das Holz, mit dem gelösten Farbstoff unmittelbar in Kontakt und die Färbung steigt mehr und mehr in dem Holz hinauf, wie schon unter a) angegeben wurde. Es ist aber durchaus ungerechtfertigt, zu glauben, dass die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms beurtheilt werden könne aus der Länge der gefärbten Holzstrecke in dem transspirirenden Zweige. Die Färbung besteht ja eben darin, dass die Holzwände den Farbstoff aus der aufsteigenden Lösung an sich reissen, ihn festhalten und aufspeichern; dadurch wird das Lösungswasser frei und kann sich im Holz oder in anderen Geweben fortbewegen, ohne dass man es wahrnimmt. Dass dies wirklich so ist, soll im folgenden Paragraphen ausführlich gezeigt werden. Ebenso, wie zur Bestimmung der Gewebeformen, welche den aufsteigenden Strom leiten, sind daher die Farbstoffe auch zur Bestimmung seiner Geschwindigkeit untauglich. Die Frage ist nun, ob sich auch die nichtfärbenden Salze in der Pflanze ebenso verhalten. Ich werde unten zeigen, dass es von diesen zwei Gruppen giebt; nämlich solche, welche sich wie Farbstoffe verhalten, von den Holzzellen festgehalten werden, indem das Lösungswasser vorauseilt (schwefelsaures Anilin, salpetersaures Silber), und ferner solche, die von den Zellwänden nicht festgehalten werden und daher mit dem Lösungswasser emporsteigen (schwefelsaures Kupfer, Kalisalpeter, Ferrocyankalium u. a.). Es leuchtet ein, dass die Stoffe der ersten Gruppe ebensowenig wie die echten Farbstoffe dazu benutzt werden können, die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes zu beobachten; aber auch von den Salzen der zweiten Gruppe müssen diejenigen ausgeschlossen werden, welche dem Pflanzenleben unmittelbar schaden (wie das schwefelsaure Kupfer) und ebenso diejenigen, welche in der Pflanze ohnehin verbreitet sind, wie die Kaliumsalze. Die Beobachtung ergibt nun, dass

auch in dieser Beziehung der Lithiumsalpeter die erwünschte Eigenschaft besitzt, von den Zellen nicht festgehalten zu werden, das Wasser auf seinem Wege mit gleicher Geschwindigkeit zu begleiten, und dem Pflanzenleben nicht unmittelbar schädlich zu sein.

Damit ist nun aber nicht gesagt, dass es genüge, abgeschnittene Zweige oder Blätter einfach in eine Lösung von Lithiumsalpeter zu stellen, um dann aus der Verbreitung desselben die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstroms während der Transpiration zu erkennen. Ganz eigenartige, erst in neuester Zeit bekannt gewordene Einrichtungen im Holzkörper können hier schwere Täuschungen veranlassen; die durch die Transpiration bewirkte Verdünnung der Luft in den Gefässen und Holzfasern bewirkt an abgeschnittenen Zweigen Erscheinungen, welche im normalen Leben der bewurzelten Pflanze gar nicht vorkommen können und mit dem in den Zellwänden des Holzes aufsteigenden Strome überhaupt nichts zu thun haben, dabei aber den Beobachter irre leiten und die Erkennung des wahren Sachverhalts oft durchaus unmöglich machen. Damit nicht genug, findet anderseits eine Verlangsamung des aufsteigenden Stromes an abgeschnittenen Zweigen statt, weil die Querschnittsfläche sich materiell verändert.

Daraus folgt nun, dass man den Lithiumsalpeter von **Pflanzen mit gesunden Wurzeln** aufnehmen lassen muss, um den oft genannten Zweck zu erreichen. Der Schwerpunkt der gegenwärtigen Mittheilung liegt daher in einer Reihe derartiger Versuche, welche ich im Frühjahr und Sommer 1877 mit eingewurzelten Pflanzen angestellt habe.

Vor der Mittheilung derselben mögen aber eine Reihe anderer Erfahrungen und Erwägungen hier Raum finden, durch welche die voranstehenden kritischen Bemerkungen eine festere Stütze finden.

## § 2. Verhalten färbender und nichtfärbender Lösungen in Fliesspapier<sup>1)</sup>.

Da nach den vorausgesagten kritischen Bemerkungen färbende Lösungen sowohl zur Nachweisung der leitenden Gewebeformen, wie zu der der Geschwindigkeit des aufsteigenden Saftstromes unbrauchbar sind, so kommt es darauf an, sich zu vergewissern, ob eine Lösung, mit welcher man experimentiren will, die Pflanzenzellhäute färbt oder nicht. Die Färbung durch Farbstoffe beruht offenbar darauf, dass der Farbstoff von den Zellhäuten stärker angezogen wird als von seinem Lösungswasser, dass er in Folge dessen sich in der Zellhaut relativ stärker anhäuft, als dem Quantum des mit eingedrungenen

<sup>1)</sup> Vgl. wegen des Folgenden meine „Vorlesungen“ 2. Aufl. p. 211 ff. (1887).  
Zusatz 1892.



Lösungswassers entspricht. Dies kann soweit gehen, dass bei geeigneten Quantitätsverhältnissen von Farbstoff, Wasser und Zellhäuten diese letzteren den gesammten Farbstoff in sich aufnehmen und die umgebende Flüssigkeit farblos zurücklassen. Offenbar können wir uns ein derartiges Verhalten auch bei solchen Stoffen denken, welche an sich farblos sind, aber auf gewisse Zellhäute chemisch verändernd so einwirken, dass dabei eine Färbung resultirt, wofür das schwefelsaure Anilin in Berührung mit verholzten Zellhäuten ein Beispiel liefert. Aber auch diese Farbenreaktion braucht nicht einzutreten und der gelöste, farblose Stoff kann doch von den Zellhäuten festgehalten werden und dafür sein Lösungswasser freigeben. Da das Verhalten derartiger Stoffe dem der eigentlichen Farbstoffe durchaus entspricht, so dürfte es erlaubt sein, den Ausdruck Färbung auch auf diese Fälle auszudehnen, und jeden Stoff, der von der Zellhaut dem Wasser entzogen wird, als einen färbenden zu bezeichnen; jedenfalls gewinnt man so eine kürzere und den Hauptpunkt allein treffende Ausdrucksweise. Dem entsprechend werden gelöste Salze, welche von der Zellhaut nicht aufgesammelt, dem Lösungswasser nicht entzogen werden, als nicht färbende zu bezeichnen sein; und da nach § 1 nur solche Stoffe für die Ermittlung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Transspiraionsstromes brauchbar sind, wird man experimentell festzustellen haben, ob einer gegebenen Lösung, z. B. der des Lithiumsalpeters, diese Eigenschaft der Nichtfärbung eigen ist.

Der Weg, den ich zu diesem Zweck eingeschlagen habe, ist nicht neu, aber bisher nicht konsequent verfolgt und die betreffenden Thatsaehen nicht richtig gedeutet. Im Jahrgang 1861 (Bd. 114 p. 275) von Poggen-dorff's Annalen theilte Schönbein eine Reihe von Beobachtungen mit, welche er mit senkrecht aufgehängten Streifen ungeleimten Papiers in der Art gemacht hatte, dass dieselben unten eine Linie tief in eine Lösung so lange eintauchten, bis diese durch die Kapillarität des Papiers einen Zoll hoch emporgestiegen war; als Versuchsflüssigkeiten dienten verdünnte Lösungen von Alkalien, Säuren, Salzen und Farbstoffen. Durch geeignete Reagentien wurde sodann erkannt, ob der gelöste Stoff mit dem Lösungswasser bis an dessen obere Grenze im Papier hinaufgestiegen sei, oder ob sich oberhalb desselben eine reine Wasserschicht gebildet habe. Unter den von ihm geprüften Stoffen zeigte nun die Mehrzahl (Kali, Natron, Baryt, Kalk, Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure, Oxalsäure, Gallussäure u. a., Eisenoxydsalze, Bleinitrat, Silbernitrat, Kupfervitriol u. a., Indigo, Hämatoxilin, Pernambukabsud) das letztere Verhalten oder, wie ich nach Obigem sagen könnte, sie erwiesen sich als „färbende“ Stoffe für die Zellhäute des Papiers, das Lösungswasser wurde von ihnen befreit und eilte ihnen in den Kapillaren des Papiers voraus. Ein anderes Verhalten finde ich bei Schönbein nur für die Phosphorsäure und theilweise für das Lackmns angegeben. Seine Resultate sind jedoch z. Th. ungenau und offenbar machte sich Schön-

bein eine unrichtige Vorstellung von dem von ihm beobachteten Vorgange, wie schon die Ueberschrift seines Aufsatzes zeigt, welche lautet: „Ueber einige durch die Haarröhrchenanziehung des Papiers hervorgebrachte Trennungswirkungen“.

Offenbar wird die Trennung des gelösten (färbenden) Stoffes von seinem Lösungswasser nicht durch Kapillarität, sondern durch die Anziehung der imbibitionsfähigen Papierfasern bewirkt. Die Kapillarität der Hohlräume des Papiers zwischen den Fasern bewirkt das Emporsteigen der Flüssigkeit; da aber die Wände der kapillaren Hohlräume von imbibitionsfähigen Fasern gebildet sind, so durchtränken sich diese mit der Flüssigkeit, ein Vorgang, der durchaus nicht als ein kapillarer zu deuten ist<sup>1)</sup>; diesen zwei verschiedenen Vorgängen folgt nun als dritter die Aufspeicherung des gelösten Stoffes in den imbibirten Fasern, die auch auf einer chemischen Aktion beruhen kann, wie bei dem schwefelsauren Anilin. Indem nun dem Lösungswasser ein Theil seiner gelösten Substanz oder die ganze Masse derselben in dieser Art durch die Papierfasern entzogen wird, wird die Lösung entweder verdünnt oder es bleibt in den Kapillaren reines Wasser übrig, welches nun durch die Kapillarität weiter hinaufgeführt wird. — Es ist also nicht die Kapillarität, sondern die specifische Adhäsion oder chemische Anziehung des gelösten Stoffes zur Papierfaser (Zellwand), wodurch die Trennung herbeigeführt wird<sup>2)</sup>; die Kapillarität aber sorgt dafür, dass zwischen den bereits mit dem Stoff gesättigten Fasern immer wieder neue Lösung emporsteigt, die, sobald sie höher oben mit noch „ungefärbten“ Fasern zusammentrifft, diese färbt und ihr Wasser in den Kapillaren allein weiter steigen lässt. Es leuchtet ein, dass auf diese Weise die „gefärbte“ Partie des durchtränkten Papiers sich mit zunehmender Dauer mehr und mehr erhebt, dass aber das befreite reine Wasser sich rascher in den Kapillaren erhebt und dass somit die obere Grenze des farblosen feuchten Theils immer höher und höher über die obere Grenze des gefärbten emporsteigt. Je länger der Versuch dauert, desto grösser wird also der von reinem Wasser durchtränkte obere Theil des durchfeuchteten Papiers werden, wie meine Versuche zeigen. — Findet dagegen eine specifische Anziehung (Adhäsion, Färbung, chemische Verbindung) des gelösten Stoffes zur Papierfaser nicht statt, so ist gar kein Grund vorhanden, warum eine Trennung wie vorhin eintreten sollte, und die Lösung muss un-

1) Vergl. über den Unterschied von Kapillarität und Imbibition meine vorläufige Mitth. über Porosität des Holzes p. 16 ff.

2) Wenn man Streifen holzhaltigen Filtrirpapiers mit Gyps umgiesst, etwa so, dass sie aus diesem hervorragen, und dann die Gypsstücke, nachdem sie trocken geworden, in schwefelsaures Anilin stellt, so durchtränken sie sich damit, ohne dass der Gyps sich färbt, die Papierstreifen aber entziehen dem Gyps das Salz und färben sich damit gelb.

verändert in den Kapillaren des Papiers aufsteigen; doch scheinen auch Fälle vorzukommen, dass das Lösungswasser von dem gelösten Stoff sich nicht ganz trennt, sondern dass dieser nur zum Theil von den Fasern festgehalten wird und dass demnach die Konzentration von unten nach oben im Papier stetig abnimmt.

Ich habe den Schönbein'sehen Versuch in etwas abgeänderter Form vielfach angewendet, besonders um zu erfahren, ob sich das salpetersaure Lithium etwa von seinem Lösungswasser trennt, wenn es mit den Zellhäuten des Papiers in Berührung kommt, des Vergleichs wegen aber auch andere Salze und Farbstoffe herbeigezogen.

Ich verwendete 3—4 cm breite, 25—30 cm lange Streifen eines ordinären Filtrirpapiers, welches sich unter dem Mikroskop als stark mit Holzzellen und Gefässtheilen gemischt erweist, daher auch mit schwefelsaurem Anilin gelb wird. Diese Papierstreifen werden zunächst mittelst eines weichen Bleistiftes mit einer Centimetertheilung versehen, sodann zwischen zwei etwas breitere Glasstreifen gelegt, diese mit Zwicken zusammengehalten und dann senkrecht an einem Halter befestigt, so dass der unten aus den Glasscheiben 1—2 cm weit hervorragende Papierstreif in die fragliche Lösung eintaucht, doch so, dass zwischen Lösung und Glasplatten ein Zwischenraum von 3—4 mm übrig bleibt. Man kann statt der Glasplatten auch einen engen, hohen Glascylinder verwenden, in welchen man 2—3 cm hoch Lösung giesst; der Papierstreif wird unten beschwert und oben am eingeschliffenen Stopfen des Cylinders befestigt. Beide Vorrichtungen haben nur den Zweck, die Verdunstung der im Papier kapillar emporsteigenden Flüssigkeit zu verhindern oder zu mässigen. Anfangs steigt diese sehr rasch, die Geschwindigkeit nimmt aber beständig ab und wird, wenn eine Höhe von 15—20 cm erreicht ist, sehr langsam. Es ist gut, den Versuch zu unterbrechen, so lange die Bewegung noch eine ziemlich rasche ist, weil später neben der sehr langsam gewordenen kapillaren Bewegung die Diffusion des gelösten Stoffes das Resultat beeinflussen könnte. Es braucht hier nur nebenbei bemerkt zu werden, dass die Geschwindigkeit des Steigens *ceteris paribus* von der Natur des gelösten Stoffes und der Konzentration sehr merklich abhängt, was übrigens bei der hier behandelten Frage nicht weiter in Betracht kommt. Die bei meinen Versuchen angewendete Konzentration betrug, wenn es sich um Farbstoffe handelte, nur ein oder einige Zehntel eines Prozents, bei Salzen 1 bis 3 Prozent.

Von den sehr zahlreich angestellten Versuchen sollen hier nur einige als illustrirende Beispiele angeführt werden.

1. Färbende Stoffe, d. h. solche, welche von den Papierfasern festgehalten und dem Lösungswasser ganz oder theilweise entzogen werden; dieses steigt daher als reines Wasser (oder verdünntere Lösung) in den Kapillaren des Papiers rascher empor, als die Grenze des gefärbten Theils;



der farblose, durchtränkte Theil, anfangs ein schmaler Raum, wird daher immer höher, so lange die Bewegung überhaupt eine gewisse Geschwindigkeit behält.

Schwefelsaures Anilin färbt das holzhaltige Papier gelb:

		Steighöhe	
		der Färbung	des Wassers.
in	1 Stund.	. . 12,8 cm	. . 15 cm
„	2 „	. . 15,5 „	. . 20,3 „
„	7 „	. . 29,5 „	. . 35,0 „
„	24 „	. . 44 „	. . 55 „

Anilinblau in Wasser gelöst.

Dunkle Lösung nach  $8\frac{1}{2}$  Stunden:

Steighöhe der Farbe = 12,0 cm

„ des Wassers = 29,3 „

Helle Lösung nach  $8\frac{1}{2}$  Stunden:

Steighöhe der Farbe = 2,7 cm

„ des Wassers = 28,5 „

Indigolösung (der käufliche Teig mit Wasser verdünnt).

Dunkle Lösung nach  $8\frac{1}{2}$  Stunden:

Steighöhe der Farbe = 6 cm

„ des Wassers = 29 „

Helle Lösung (konz. =  $\frac{1}{6}$  der vorigen):

Steighöhe der Farbe = 8,8 cm

„ des Wassers = 29,2 „

Reines indigoschwefelsaures Kalium nach 2 Stunden:

Steighöhe der Farbe = 20 cm

„ des Wassers = 24 „

Salpetersaures Silber; die Steighöhe des Salzes wurde durch Aufgiessen von Kochsalzlösung auf die feuchte Partie des Papiers und den dadurch bewirkten Niederschlag von Chlorsilber bestimmt.

Nach 1 Stunde: Steighöhe des Salzes = 8,7 cm

„ des Wassers = 11,0 „

Bei den bisher genannten Lösungen war die „gefärbte“ Partie oben scharf abgegrenzt gegen das reine Wasser im Papier.

Bei den folgenden war dagegen die Färbung unten sehr intensiv und nahm aufwärts ab, so dass die Grenze des gefärbten und ungefärbten Theiles nur undeutlich zu erkennen war:

Essigsäures Cochenille-Extrakt in 22 Stunden:

Steighöhe der Färbung = 18 cm

„ des Wassers = 39 „

**Wässeriges Rhabarbara-Extrakt in 18 Stunden:**

Steighöhe der Färbung = 10 cm

„ des Wassers = 26 „

**Wässeriges Safran-Extrakt in 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden:**

Steighöhe der Färbung = 4 cm

„ des Wassers = 18 „

**Wässeriges Rothholz-Extrakt in 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden:**

Steighöhe der Färbung = 4 cm

„ des Wassers = 22 „

2. Nicht färbende Lösungen; sie steigen unzersetzt in den Kapillaren des Papiers hinauf; man findet daher mit Hilfe geeigneter Reagentien den gelösten Stoff bis an die Grenze der Feuchtigkeit im Papier. Es ist jedoch zuweilen zu bemerken, dass die Reaktion in den tieferen Theilen einen grösseren Salzgehalt ergibt, was genauer zu untersuchen bleibt. Das Reagens wurde mit einem Pinsel aufgetragen, den man zuerst auf den nicht durchfeuchteten Theil des Papiers aufsetzte und dann in den feuchten hinabführte.

In dieser Art wurde die Nichtfärbung erkannt bei Chlornatrium mittelst salpetersaurem Silber; bei Ferroeyankalium mittelst Kupfervitriol; bei Kupfervitriol<sup>1)</sup> mittelst Ferrocyankalium, nachdem die kapillare Steigung im Papier 10—20 cm Höhe erreicht hatte.

Kalisalpeter wurde dadurch nachgewiesen, dass ein 2 mm breiter Querstreifen des Papiers, der die Feuchtigkeitsgrenze enthielt, verbrannt wurde; das Knistern zeigte deutlich, dass das Salz bis zur Grenze der Durchfeuchtung reichte.

Lithiumsalpeter in Lösungen von 1—10 Prozent; der oberste noch durchfeuchtete Querstreifen des Papiers mit Scheere abgeschnitten (etwa 2 mm breit), wurde in die Bunsenflamme gehalten und diese mit dem Spektroskop beobachtet. Das Lithium ist jedesmal bis zur äussersten Grenze der Durchfeuchtung deutlich erkennbar; es wird also von den Papierfasern (theils verholzten, theils nicht verholzten) nicht festgehalten.

Man könnte nun gegen die Anwendbarkeit dieser Thatsachen auf die Vorgänge in der lebenden, transspirirenden Pflanze einwenden, dass in dieser die Lösungen nicht durch Kapillarität emporsteigen, wie ich in meiner Mittheilung über die Porosität des Holzes gezeigt habe. Dieser Einwand wäre zutreffend, wenn es sich um die Mechanik und Geschwindigkeit des Saftsteigens handelte; damit aber haben die vorstehenden Beobachtungen nichts zu thun; sie sollen, wie erwähnt, nur darüber Auskunft geben, ob ein gelöster Stoff, speziell der Lithiumsalpeter, von den Zellwänden festgehalten

1) Schönbein's Angabe betreffs des Kupfervitriols ist unrichtig.

wird oder nicht. Wenn nun auch die Bewegung des aufsteigenden Wasserstromes in den Holzwänden durch ganz andere mechanische Ursachen bewirkt wird, als das kapillare Aufsteigen einer Lösung im Filtrirpapier, so kann doch so viel als gewiss gelten, dass ein Stoff, der von den Papierfasern der kapillar emporsteigenden Lösung entzogen oder nicht entzogen wird, sich ebenso verhalten muss, wenn er im Innern der Zellwände einer transspirirenden Pflanze sich fortbewegt; während die Lösung zwischen den Zellhautmolekülen emporsteigt, kann der gelöste Stoff mit diesen sich verbinden und das frei gewordene Wasser weiter steigen; oder die Trennung findet nicht statt und die Lösung bewegt sich in toto zwischen den Molekülen weiter. Eine, wenn auch nur indirekte Bestätigung findet diese naheliegende Folgerung im folgenden Paragraphen.

### § 3. Beweglichkeit und Unschädlichkeit des Lithiumsalpeters in der lebenden Pflanze.

Wenn das salpetersaure Lithium von den Zellwänden, in denen es emporsteigt, nicht festgehalten wird, so muss es unter sonst gleichen Umständen in gegebener Zeit bis zu einer grösseren Höhe in der transspirirenden Pflanze gelangen, als ein Stoff, welcher die Zellwände färbt, d. h. von diesen stärker als vom Wasser angezogen wird. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt schon die Erfahrung, dass mit färbenden Lösungen bisher überhaupt niemals so grosse Werthe für die Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes gewonnen worden sind, wie diejenigen, welche ich an eingewurzelten Pflanzen mit Lithiumsalpeter erhalten habe. Ein speziell zu diesem Zweck angestellter Versuch beweist dies ebenfalls. Zwei vorjährige Zweige von *Salix fragilis* waren im April in eine wässerige Nährstofflösung gestellt worden, wo sie ein mächtiges, aus mehreren Hundert Wurzeln bestehendes Wurzelsystem entwickelten, während aus den Knospen bis zum 23. Juni jeder Zweig ungefähr 200 Blätter entfaltete. Die beiden Zweige waren einander in jeder Beziehung so gleich als möglich. Am genannten Tage wurden sie aus der Nährstofflösung genommen und der eine in 1 prozentige Lösung von Lithiumsalpeter, der andere in eine solche von schwefelsaurem Anilin gesetzt, wo sie vor einem Südfenster (bei 23° C., wenig Sonne und Wind) der Transpiration unterworfen waren und die dargebotene Flüssigkeit aufsogen. Nach genau zwei Stunden wurden sie herausgenommen und die Zweige ein Stück oberhalb der Wurzelansätze abgeschnitten, der Lithiumspross in kleine Stücke zerlegt, um spektroskopisch untersucht zu werden; der Anilinspross der Länge nach zerspalten.

Das Resultat war nun, dass die durch das schwefelsaure Anilin bewirkte Gelbfärbung des Holzes nur bis 70 cm hoch hinaufreichte, während im anderen Zweig der Lithiumsalpeter bis an die Enden aller Seitenzweige und zum Gipfel des Hauptsprosses, d. h. im Maximum bis 170 cm hoch



gestiegen war. Das mit schwefelsaurem Anilin durchtränkte Wurzelsystem erwies sich, obgleich es nach dem Versuch abgewaschen worden war, am nächsten Tage als völlig abgestorben. — Das mit Lithium getränkte Basalstück des anderen Sprosses war nach dem Versuch ebenfalls in Brunnenwasser gestellt worden. Die Wurzeln blieben hier ganz gesund und aus dem Aststutzen desselben entwickelten sich nunmehr neue Seitenzweige mit gesunden Blättern. Nach 16 Tagen wurden nun alle Theile spektroskopisch untersucht, wobei sich zeigte, dass die Wurzeln gar kein Lithium mehr enthielten; im Holz der Aststutzen waren nur noch Spuren davon; dagegen fand es sich in beträchtlicher Menge in den neuen Blättern und Zweigachsen.

Offenbar war das früher aufgenommene Lithium mit dem aufsteigenden Wasserstrom aus den Wurzeln und den unteren Holztheilen zu den transpirirenden neuen Blättern hinaufgewandert, gewissermassen fortgewaschen worden. Der Lithiumsalpeter verhält sich in dieser Beziehung ganz so, wie die mineralischen Nährstoffe der Pflanze, die ja unter denselben Umständen, wie sie der Versuch darbot, ebenfalls aus den älteren Theilen in die neu sich entfaltenden übergehen.

Die noch weiter aus dem Versuch hervorgehende Erfahrung, dass das salpetersaure Lithium keinerlei schädliche Einwirkung auf Leben und Wachstum ausübte, findet ihre Bestätigung in zahlreichen anderen Versuchen, welche weiter unten beschrieben werden sollen. In Töpfen kultivirte Pflanzen der verschiedensten Art, deren Erde mit einer Lösung von Lithiumsalpeter begossen wird, nehmen ihn binnen wenigen Stunden in alle ihre Theile auf und leben dann entweder ganz ungestört fort (*Podocarpus macrophylla*, Tabak u. s. w.), oder die Laubblätter werden nach einiger Zeit braunfleckig oder sterben ganz ab (*Musa sapientum*), offenbar jedoch nur in Folge der übermässigen Anhäufung des Lithiums in ihnen, welche eben dadurch bewirkt wird, dass der aufsteigende Strom nach den Transpirationsflächen hingeht, dort verdunstet und das Lithium zurücklässt, welches sich hier mehr und mehr anhäuft, wie es ja auch die mineralischen Nährstoffe thun. Dass diese Erklärung die richtige ist, folgt daraus, weil die später aus den Knospen derartiger Pflanzen sich entfaltenden Zweige sich ganz gesund zeigen, obgleich sie in allen Theilen deutliche Lithiumreaktion zeigen. Ein besonders lehrreiches Beispiel lieferte eine Tabakpflanze (*Nicotiana Tabacum*), welche vor der Entfaltung des Blütenstandes am 30. Juni (im Garten stehend, aber im Topf kultivirt) mit 1,5 l einer 3 prozentigen Lösung von Lithiumsalpeter begossen wurde. Am 8. Juli waren alle Teile der Pflanze so stark mit Lithium beladen, dass sie, in die Bunsenflamme gehalten, diese sofort tief roth färbten; auch die Kelehe und Korollen der unterdessen entfalteten Blüten enthielten Lithium. Die Pflanze lebt noch jetzt (am 20. Nov.); ihre alten Blätter sind zwar braunfleckig, z. Th. verdorben; aber neue Sprosse haben sich unterhalb des reifen Fruchtstandes entwickelt, deren Blätter und

Achsentheile viel Lithium enthalten, ohne irgend eine Spur von Krankheit zu zeigen. Die Fruchtkapseln enthalten Lithium, die Samen, wie es scheint, nicht.

Das Lithium schadet also nur dann, wenn es sich in allzugrosser Quantität in einzelnen Theilen, zumal den Blättern, anhäuft, was ja auch von den Nährstoffen der Pflanze gilt.

Die leichte Beweglichkeit des Lithiumsalpeters in sämtlichen Geweben der lebenden Pflanzen, nicht bloss im Holz, wird ferner dadurch bewiesen, dass dieses Salz aus dem Holz in Rinde und Epidermis hinüber geht, dass es sich aus unverletzten Blättern leicht auswaschen lässt und dass es ebenso von unverletzten Blättern leicht aufgesogen wird.

Dass die im Holz aufsteigenden Lösungen quer einwärts ins Mark und auswärts in die Rinde übertreten können, wurde schon oben bezüglich des schwefelsauren Anilins bewiesen; in diesem Falle war der Beweis jedoch nur dann möglich, wenn in Mark oder Rinde zufällig verholzte, färbungsfähige Zellen liegen; diese Beschränkung fällt bei dem Lithiumsalpeter weg, bei welchem man dafür wieder die Schärfe der mikroskopischen Nachweisung entbehrt. — Eine in sehr grossem Topf und im Freien erwachsene Pflanze von *Helianthus annuus* wurde am 5. August um 11 Uhr Vormittag dem Versuch unterworfen, indem circa 1 l einer 2prozentigen Lithiumsalpeterlösung auf die Erde des Topfes gegossen wurde. Nach 5 Stunden waren alle Theile des Stammes und der Blätter lithiumhaltig. Die Pflanze wurde nun zerlegt und konstatirt, dass sich das Lithium mit grösster Deutlichkeit in abgezogenen Epidermistreifen des Stammes und der Blattstiele befindet, denen noch eine dünne Lage des Kollenchyms anhängt. Parenchymstreifen, mitten aus dem Mark herausgeschnitten, enthielten noch nichts; offenbar, weil das Lithium in das Mark nur durch langsame Diffusion eindringen kann, wogegen seine Bewegung nach der Epidermis hin durch die Verdunstung an der Oberfläche unterstützt wird. Es konnte übrigens auch vermuthet werden, dass das Lithium in den Bast- und Kollenchymschichten selbst direkt von unten her aufgestiegen sei. Dass jedoch die Querleitung der im Holz aufgestiegenen Lösung zur Erklärung genügt, zeigen andere Versuche, wo 40—50 cm hoch über der Basis des Stammes ein Rindenring weggenommen wurde; das an dieser Stelle völlig entblösste Holz wurde sogleich mit Stanniol sorgfältig umwickelt. Findet sich nun Lithium oberhalb der Ringwunde in Rinde und Epidermis, so kann es nur durch Querleitung vom Holz aus dahin gekommen sein. Solche Versuche wurden mit mächtigen, circa 2 m hohen Stämmen von *Cannabis sativa* und *Nicotina Tabacum* angestellt, die, im Garten erwachsen, über der Erde abgeschnitten und einige Centimeter tief in eine 3prozentige Lithiumlösung gestellt wurden. Nach einigen Stunden war Lithium in Bast und Epidermis über der Ringelung leicht nachzuweisen<sup>1)</sup>.

1) Mc Nab (in Transact. of the royal Irish Acad. 1875. XVIII. p. 750) konnte in der Rinde eines ähnlich behandelten, aber nicht ringelten Astes von *Prunus*

Dass das Lithiumsalz bis in die Epidermis, und zwar bis in die äusseren Wände derselben und sogar bis in die Cuticula eindringt, kann man durch Auswasehung des Salzes konstatiren. Hat man von bewurzelten oder abgeschnittenen Pflanzen Lithiumsalpeter so lange aufnehmen lassen, bis die Blätter starke Flammenreaktion zeigen, schneidet man dann 10—15 Blätter mit den Stielen ab und steckt sie umgekehrt, so dass die Stiele herausragen, in Wasser, dessen Volumen etwa das 20—30fache der Blätter beträgt, so findet man nach 1—3 Stunden das Lithium im Wasser, zuweilen soviel, dass es in dem grossen Wasserquantum unmittelbar nachweisbar ist oder doch so, dass dies nach dem Eindampfen gelingt. Diese Versuche wurden mit Blättern von *Nicotina Tabaeum*, *Helianthus annuus*, *Ricinus*, *Cannabis*, *Dietamnus* und anderen Arten gemacht. Zur Nachweisung des Lithiums im Wasser genügt es, einen lithiumfreien Streifen Filtrirpapier damit zu befeuchten und diesen vor dem Spektroskop in der Bunsenflamme zu verbrennen. Umgekehrt ist die unverletzte Epidermis der Blätter auch im Stande, Lithiumsalpeter aufzusaugen, von wo aus er sich sodann in der Pflanze weiter verbreitet. Belaubte, ganz frische Zweige von *Vitis vinifera*, *Spiraea sorbifolia* u. a. wurden mit ihrem mittleren Theile in ein mit 2prozentiger Lithiumlösung gefülltes Gefäss so hinabgebogen, dass drei bis vier der mittleren Blätter in die Lösung tauchten, während die älteren und jüngeren Blätter (mit dem Gipfel) frei in die Luft ragten und transspirirten. Das Lithium fand sich nach einigen oder mehreren Stunden sowohl in den älteren als jüngeren Theilen, d. h. es war von den aufsaugenden Blättern sowohl basalwärts wie gipfelwärts im Stamm vorgedrungen und von da in die transspirirenden Blätter gelangt. Uebrigens ist es nicht die ganze Blattoberfläche, durch welche das Lithiumsalz eindringt, sondern nur die Oberflächen der Nerven, wie daraus hervorgeht, dass nur diese von der Flüssigkeit benetzt werden, wogegen die übrigen Oberflächenräume unter dem Wasser mit einer Luftschicht bedeckt bleiben, und bei dem Herausheben aus der Flüssigkeit trocken sind<sup>1)</sup>. Das Lithium fand sich bei *Vitis* nach 15 Stunden in Theilen des Sprosses, welche 40 cm weit vom Niveau der Lösung entfernt waren; bei *Spiraea* nach 1 Stunde in Theilen, welche 13 cm vom Niveau abstanden, nach 5 Stunden bereits in 56 cm Entfernung.

*laurocerasus* kein Lithium finden. Vielleicht ist das von ihm angewandte citronensaure Lithium weniger beweglich, oder die Verdunstung an der Oberfläche des dreijährigen Astes war zu gering, um in der kurzen Versuchszeit die Lithiumlösung vom Holz aus quer in die Rinde zu ziehen.

<sup>1)</sup> So verhalten sich Blätter von im Freien erwachsenen Pflanzen; haben die Pflanzen dagegen längere Zeit im Gewächshaus verweilt, so pflegen sich die eingetauchten Blätter, wenn sie nicht dicht behaart oder mit dicken Wachskrusten versehen sind, sofort vollständig zu befeuchten.



#### § 4. Untauglichkeit abgeschnittener Sprosse zur Bestimmung der Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes.

Die grosse Mehrzahl der seit Hales zur Bestimmung der Geschwindigkeit des im Holz aufsteigenden Stromes transspirirender Pflanzen unternommenen Versuche, wurde mit abgeschnittenen Zweigen gemacht, in der stillschweigenden Voraussetzung, dass die in Wasser oder wässerige Lösungen eintauchende und aufsaugende Schnittfläche sich ebenso verhalte, wie die Oberfläche der Wurzel; denn nur unter dieser Voraussetzung haben jene Versuche überhaupt einen vernünftigen Sinn. Diese Voraussetzung aber ist falsch; und zwar aus zwei Gründen:

1. weil die querdurchschnittenen, saugenden Holzzellwände sich rasch verändern und dann weniger Wasser leiten, als sie im unverletzten Zustande des Stammes thun würden, und
2. weil die verdünnte Luft in den Gefässen und Holzfasern abgeschnittener Sprosse Erscheinungen hervorruft, welche an der unverletzten Pflanze nicht eintreten können, so lange sie lebhaft transspirirt<sup>1)</sup>.

Die unter 1 genannte Thatsache würde, wenn sie allein vorhanden wäre, bewirken, dass die an abgeschnittenen Sprossen beobachteten Steighöhen zu klein gefunden werden; die unter 2 angeführte dagegen würde für sich allein im Allgemeinen eine viel zu grosse Steighöhe ergeben. Da nun, wenn man mit abgeschnittenen Sprossen experimentirt, gewöhnlich beide Fehlerquellen gleichzeitig wirksam sind, ohne dass sie sich quantitativ abschätzen lassen, so ist das erhaltene Resultat betreffs der normalen Steighöhe durchaus unklar. Es kann dabei geschehen, dass gelegentlich die beiden Fehlerquellen einander aufheben; das ist aber ein Zufall und man weiss nicht, ob er bei einem Experiment eingetreten ist oder nicht.

Speziell bei den von Mc Nab und Pfitzer mit Lithiumsalzen gemachten Versuchen trifft das soeben Gesagte zu, weshalb ich es mit besonderer Rücksicht auf diese noch näher begründen will.

Die alltägliche Erfahrung lehrt, dass abgeschnittene, wenn auch mit kräftigem Holz versehene<sup>2)</sup> Sprosse, welche man in Wasser gestellt hat, nach einigen Stunden oder Tagen, je nach der Natur der Pflanze, ihre Blätter welken, schliesslich abfallen lassen, und selbst bei solchen Arten, wo dies erst nach vielen Tagen geschieht, kann man sich durch Notirung der täglich aufgesogenen und verdunsteten Wassermengen überzeugen, dass dieselben täglich kleiner werden, wie ich schon 1856 (*Flora* 1856 p. 613) mitgetheilt

---

1) Die wesentliche Verschiedenheit der Querschnittsfläche eines abgeschnittenen Sprosses gegenüber einer gesunden Wurzeloberfläche wurde bereits in der vorausgehenden Abhandl. XXI. dargelegt. Zusatz 1892.

2) Es ist nicht nöthig, hier auf das rasche Welken noch unverholzter Sprosse zurückzukommen.

habe. Es ist nicht nöthig, hier auf die Ursache dieser Erscheinung einzugehen; für unseren Zweck genügt die Thatsache selbst; sie deutet darauf hin, dass die Saugung abgeschnittener Sprosse schon unmittelbar nach dem Ab schneiden kleiner sein muss, als an der unverletzten Pflanze, oder mit anderen Worten, die Geschwindigkeit der durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserströmung ist geringer in einem Querschnitt, der in Wasser taucht, als in demselben Querschnitt, der noch mit dem übrigen Holz der unverletzten Pflanze sich in continuo befindet.

Ueber die durch die Druckverminderung der in Gefässen und Holz zellen enthaltenen Luft hervorgerufenen Fehler habe ich mich in meiner vorläufigen Mittheilung „über die Porosität des Holzes“ (1877) bereits ausgesprochen; zur Vereinfachung der weiteren Darstellung erlaube ich mir, das dort Gesagte hier zu wiederholen.

„Dass die in den Holzzellen (und Gefässen) enthaltene Luft in Folge der Transpiration verdünnt sein muss, wurde von mir und Anderen schon früher hervorgehoben. Kürzlich hat nun v. Höhnel<sup>1)</sup> gezeigt, dass die Verdünnung in den Gefässröhren der Laubhölzer eine sehr beträchtliche sein könne. Er schnitt transspirirende Sprosse unter Quecksilber ab und fand, dass dieses sofort viele Centimeter weit in die Gefässe, sowohl aufwärts wie abwärts eindrang, so dass, wenn man den von ihm gemessenen Kapillarwiderstand der Gefässöffnungen für Quecksilber in Rechnung bringt, die Spannung der Gefässluft bei

<i>Quereus pedunculata</i>	. . .	24,5	cm	Quecksilber
<i>Aesculus Hipocast.</i>	. . .	37	„	„
<i>Syringa vulgaris</i>	. . .	24	„	„
<i>Ulmus campestris</i>	. . .	20	„	„
<i>Helianthus annuus</i>	. . .	46	„	„

betrug, statt 76 cm Quecksilberdruck. Wenn nun vermöge dieser starken Druckverminderung der Gefässluft das Quecksilber bis 20, selbst 38 cm tief in die Gefässe eindringt<sup>2)</sup>, so muss Wasser oder eine wässrige Lösung unter gleichen Umständen in sehr kurzer Zeit noch viel tiefer eindringen, wenn auch nicht gerade im Verhältniss der specif. Gewichte (1 : 13,6), da die Reibung an den Gefässwänden u. a. in Betracht kommt. Eine Reihe von Versuchen, welche ich unmittelbar nach Empfang der genannten Abhandlung

1) Franz von Höhnel, Ueber den negativen Druck der Gefässluft; Dissertation, Wien 1876. — Meine in der „Experimentalphysiologie“ (1865 p. 260, 261) gemachten Angaben über Luftverdünnung im Holz würden betreffs der Erklärungsargumente einiger Berichtigungen bedürfen, die hier jedoch entbehrlich sind. Ich verweise ferner auf meine „Geschichte der Botanik“ p. 524.

2) Vergl. auch meine „Vorlesungen“ 1882 und 1887. — Durch spätere Untersuchungen an *Acacia lophantha*, *Cucurbita* u. A. habe ich mich überzeugt, dass die Gefässe bei starker Transpiration völlig luftleer sind. Zusatz 1892.

v. Höhncl's mit einer Lösung salpetersauren Lithiums (1 %) unternahm, bestätigt diese Folgerung in ganz überraschender Weise; obgleich die verwendeten Pflanzen bei trübem Wetter nur im geheizten Laboratorium transpiriren konnten.

Ein sehr grosses Exemplar von *Montanoa heracleifolia* wurde aus dem Warmhaus in das Laboratorium gestellt und nach 6 Stunden bei 17—18° C. ein stark belaubter, etwa 1 m langer Spross an seiner unteren Partie in eine Schüssel mit Lithiumlösung hinabgebogen und dort durchschnitten. Die Schnittwunde des distalen Endes blieb nicht ganz eine Minute in der Lösung, wurde dann sofort unter dem Wasserlauf abgespült und 50 cm oberhalb der Spross durchschnitten; dies Alles dauerte etwa 10 Sek. Die spektroskopische Prüfung ergab nun 50 cm über dem ersten Schnitt die deutlichste Lithiumreaktion. Unmittelbar darauf wurde auch der Gipfel geprüft, in welchem sich das Lithium bis 80 cm über dem Schnitt, d. h. bis in die halbwüchsigen jungen Internodien unter der Knospe nachweisen liess.

Gleiche Versuche mit *Malva silvestris* (Stamm) und einem Blattstiel von *Livistona sinensis* ergaben, dass die Lithiumlösung in einer Minute bis 50 resp. 45 cm gestiegen war.

v. Höhncl hat (l. c.) ferner gefunden, dass auch bei solchen Sprossen, die man in Luft abgeschnitten und einige Zeit hat liegen lassen, das Quecksilber noch in die Gefässe eine kleinere Strecke weit emporsteigt, wenn man das untere Ende sodann unter Quecksilber abschneidet. Dem entspricht folgender von mir gemachter Versuch: ein etwa 1 m langer Spross von *Nerium Oleander* war in Luft abgeschnitten, dann seine Schnittstelle benetzt und mit einem engen Glasrohr verbunden und dieses in Wasser gestellt worden, um zu sehen, ob die Luft im Rohr sich verdünnen würde: dies geschah nicht. Nach 24 Stunden wurde von dem kaum gewelkten Spross das untere 7 cm lange Stück unter Lithiumlösung abgeschnitten; nach 1 Minute langer Saugung fand ich 30 cm über dem Schnitt deutliche Lithiumreaktion. Ein anderer in Wasser gestandener Oleanderspross wurde einfach unten abgetrocknet und 1 Minute lang in Lithium gestellt; dieses liess sich dann nur bei etwa 5 mm über der Schnittfläche nachweisen.

Diesen Versuchen entsprechen die von Me Nab und Pfitzer angestellten. Me Nab schnitt die Sprosse in Luft ab und stellte sie dann in Lithiumlösung; Pfitzer schnitt sie in Luft oder unter Wasser ab und brachte sie dann in Lithiumlösung. Me Nab<sup>1)</sup> fand, dass das Lithium nach 20 Minuten bis 13,5 Zoll hoch gestiegen war, Pfitzer berechnet aus seinen wenigen Minuten dauernden Versuchen, dass die Geschwindigkeit der Lithiumlösung pro Stunde bis über 22 m betrage.

<sup>1)</sup> Transact. of royal Irish Acad. Vol. XXV. 1874, p. 355.



Es ist jedoch ersichtlich, dass es sich bei diesen Versuchen nicht um die in den Zellwänden aufsteigende Wasserbewegung normal vegetirender Pflanzen handelt, sondern um ein plötzliches Hineinstürzen der Flüssigkeit in die luftverdünnten Räume der Gefässe, welches in kurzer Zeit vollendet ist und nicht in dieser Weise fort dauert, daher auch nicht pro Stunde berechnet werden darf. Durch derartige Versuche kann also die Geschwindigkeit des Wasserstromes in den Zellwänden einer transspirirenden Pflanze nicht gemessen werden.

Es leuchtet ein, dass die entsprechenden Versuche mit Koniferenzweigen geringere „Geschwindigkeiten“ ergeben müssen. Sie enthalten nur in der Markkrone Gefässe und zwar sehr enge, deren grosser Reibungswiderstand der aufsteigenden Lithiumlösung ein beträchtliches Hinderniss entgegengesetzt. Was die Holzzellen des sekundären Holzes betrifft, so enthalten diese in der lebenden Pflanze Luftblasen, deren Druck geringer ist als der der Atmosphäre. Da nun die Zellwände des Holzes, wie sich oben zeigte, auch bei sehr geringem Drucke noch Wasser schnell durchlassen, so wird, wenn man einen transspirirenden Koniferenzweig unter Lithiumlösung abschneidet, diese auch in das Holz bis zu gewisser Höhe eindringen. Ferner kommen hier die oben nachgewiesenen Luftwege an der Herbstholzgrenze der Jahrringe in Betracht. Diesen Erwägungen entsprechen die Resultate, die ich mit *Pinus Coulteri* (Hauptstamm), *Pinus Brutia* und *Cryptomeria japonica* (Aeste) erhielt. Die Bäume wurden aus dem Gewächshaus in das Laboratorium gestellt und denselben Bedingungen wie die früher genannten Pflanzen ausgesetzt. In 1 Minute nach Durchschneidung unter Lithiumlösung liess sich das Metall nachweisen:

bei *Pinus Brutia* im äusseren und mittleren Holz 9—10 cm hoch;  
in der Markkrone 15 cm;

bei *Cryptomeria* im Holz 5—6 cm hoch, in der Markkrone 6—7 cm hoch.

*Pinus Coulteri* war nach der Durchschneidung 8 Minuten lang in Lithium geblieben, dieses fand sich dann 25 cm hoch über dem Schnitt im Holz.

Diese Bemerkungen, soweit sie Pfitzer's Angaben betreffen, waren hervorgerufen durch eine vorläufige Mittheilung desselben vom Jahre 1875; Pfitzer's ausführliche Publikation „über die Geschwindigkeit der Wasserströmung in der Pflanze“, erschien zwar erst später (im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI 1877), als meine cit. Schrift, war aber schon vor deren Erscheinen geschrieben, so dass die von mir aufgedeckte Fehlerquelle in Pfitzer's ausführlicher Arbeit keine Berücksichtigung mehr finden konnte. Pfitzer sah sich daher veranlasst, in einer besonderen Schrift: „Bemerkungen über die Wasseraufnahme abgeschnittener Pflanzentheile“ (Verh. des Heidelberger naturhistorischen medizinischen Vereins n. F. Bd. I) seine eigenen Versuche einer

Kritik zu unterwerfen, durch welche er selbst eine Reihe derselben (die Versuche 10—15, 19—20 seiner Hauptarbeit) als solche anerkennt, die keine Auskunft über die normale Bewegung des aufsteigenden Stromes geben können; die Zweige waren in Luft abgeschnitten und nach kurzer Zeit in die Lithiumlösung gestellt worden, wo sie nur einige Minuten blieben. Es ist lehrreich zu beachten, dass diejenigen Versuche die grössten (berechneten) Steighöhen von 12,6—33 m pro Stunde ergeben, bei welchen (wie Nr. 19 und 20) die Schnittfläche nur 1—2 Minuten eintauchte, wogegen bei 10 Min. langer Saugung die Berechnung nur 2,7—6,4 m pro Stunde ergibt. Dieses Ergebniss erklärt sich wohl einfach daraus, dass die Gefässluft im Moment des Eintauchens noch Minderdruck hatte, dass somit die Lösung in die Gefässe hineingepresst wurde; das dadurch hervorgerufene Aufsteigen des Wassers in den Gefässen musste jedoch von Minute zu Minute langsamer werden, also bei Berechnung auf die Stunde um so kleinere Werthe ergeben, je länger die Saugung gedauert hat.

Pfitzer glaubt, dass diejenigen seiner Versuche, wo die Sprosse unter Wasser abgeschnitten und dann in Lithiumlösung gestellt wurden, befriedigende Resultate ergeben haben müssen, weil der Minderdruck der Gefässluft in diesem Falle bereits ausgeglichen gewesen sei, bevor die Sprosse in Lithiumlösung gestellt wurden. Das Letztere ist jedoch nicht bewiesen, und wenn es auch so wäre, so ist doch zu beachten, dass die mit Wasser injizierten Gefässe bei der darauf folgenden Aufsaugung des Lithiums abnorme Erscheinungen hervorrufen mussten. Ich werde sogleich zeigen, wie ganz unerwartet diese Verhältnisse in abgeschnittenen Sprossen sich gestalten; ich stimme daher, obgleich mit einigen weiteren Punkten von Pfitzer's Kritik nicht einverstanden, doch darin mit ihm ganz überein, wenn er am Schluss seiner Kritik es zugiebt, dass die an abgeschnittenen Sprossen beobachteten Erscheinungen nicht ohne Weiteres zur Beurtheilung der Vorgänge in der unverletzten Pflanze benutzt werden können. In wie hohem Grade dies der Fall ist, werden folgende Beobachtungen zeigen.

Im Anschluss an die weiter oben angegebenen Versuche über das Eindringen von Lithiumlösung in die Gefässe transspirirender Sprosse, wenn diese in der Lösung untergetaucht durchgeschnitten werden, führe ich hier noch einige weitere Ergebnisse an, welche unter günstigeren Transspirationsbedingungen in freier Luft gewonnen wurden. Nach dem Durchschneiden des Stengels blieb der Querschnitt des Gipfelendes jedesmal genau 1 Minute in der 1prozentigen Lösung, deren Steighöhe dann durch spektroskopische Beobachtung bestimmt wurde, nachdem der aus der Lösung herausgehobene Spross in kurze Stücke zersehnitten war.

An einem wenig warmen Augusttage (dem 29.) stieg die Lithiumlösung in eine 3 Meter lange Weinrebe in 1 Minute 95 cm hinauf.

In einen mächtigen Kürbisstamm von circa 4 m Länge stieg sie 264 cm in 1 Minute, d. h. bis in die Nähe der Gipfelknospe, wo die Gefässe wohl noch nicht fertig ausgebildet waren. — Bei einem anderen Kürbisstamm stieg sie 215 cm; ein 150 cm langer Gipfeltheil blieb dabei noch frei von Lithium.

Am 16. April wurden ebenso von einigen Sträuchern Zweige unter Lithiumlösung abgeschnitten bei trockenem, windigem Wetter um 5 Uhr Abends: das Lithium stieg in 1 Minute bei *Philadelphus coronarius* bis 66 cm, bei *Ribes sanguineum* 67 cm, bei *Lonicera xylosteum* bis 80 cm.

Eine der merkwürdigsten an abgeschnittenen Aesten zu beobachtende Erscheinung ist die, dass in ihren Gefässen sich die gewöhnliche Luftverdünnung wiederherstellt, nachdem sie längere Zeit mit der Atmosphäre in Berührung gewesen und dann längere Zeit in Wasser gestanden haben, wie folgende Erfahrungen beweisen. Am 15. September hatte ich im Garten 130—150 cm lange, belaubte Aeste abgeschnitten und die Schnittflächen circa 10 Minuten mit der Luft in Berührung gelassen; dann wurden sie in Wasser gestellt und 48 Stunden lang der Saugung und Transpiration überlassen. Nach dieser Zeit nahm ich je einen der Aeste aus dem Wasser, so dass die Schnittfläche nass blieb und beugte einen um 50—60 cm höher liegenden Theil in eine Schüssel mit Quecksilber, unter welchem der Ast nun durchgeschnitten wurde; die Schnittfläche des aufrecht gehaltenen Gipfeltheils blieb 1 Minute in Quecksilber, dann wurde der Ast gespalten und in verschiedenen Höhen Längs- und Querschnitte gemacht. Die Gefässe der 5—6 cm über der neuen Schnittfläche liegenden Partien waren sämmtlich voll Quecksilber; bei *Amorpha fruticosa* reichte es aber in vielen Gefässen bis 16 cm, bei *Spiraea sorbifolia* bis 9 cm hinauf, bei *Quercus robur* bis 10 cm. Selbst wenn die 10 Minuten lange Berührung der durchgeschnittenen Gefässe mit der Luft noch nicht hingereicht hätte, die Druckdifferenz in und ausser den Gefässen auszugleichen, so hätte dies doch wie man glauben durfte, durch die lange Zeit andauernde Möglichkeit der Wasseraufnahme geschehen müssen. Auch ist die Annahme kaum auszuschliessen, dass dies für einige Zeit wirklich stattgefunden hat, dass später aber oberhalb der in den Gefässen stehenden Wassersäule wieder Luftverdünnung eingetreten ist. Das Zustandekommen derselben wird vielleicht verständlich, wenn man annimmt, dass das in den Gefässen aufgestiegene Wasser von den umliegenden Holzzellen rasch aufgesogen wird und zu den Blättern emporsteigt, und dass auf diese Weise den Gefässen das Wasser rascher entzogen wird, als es in ihnen aufsteigen kann, was bei dem geringen Durchmesser der Gefässe sehr wohl denkbar ist, um so mehr, als diese durch das in ihnen aufsteigende Wasser auf eine noch unbekannte Art mehr oder weniger verstopft werden; wie aus der



Deel II 1868) festgestellten Thatsache hervorgeht, dass die Filtration von Wasser durch gefässhaltiges Holz mit der Zeit immer langsamer wird.

Wie bei den eben genannten Versuchen die Luftverdünnung in den unten durch Wasser abgeschlossenen Gefässen durch Quecksilber nachgewiesen wurde, so lässt sie sich auch durch Lithiumlösung ersichtlich machen. Ein daumdicker Ast von *Aesculus Hippocastanum* war vor der Knospenentfaltung Ende März in Wasser gestellt worden, wo sich binnen 3 Wochen seine Blätter entfalteten. Der Ast wurde nun etwa 30 cm oberhalb des alten Querschnitts unter Lithiumlösung durchschnitten und nach 1 Minute dauernder Saugung konnte das Lithium 1 m hoch über der neuen Schnittfläche nachgewiesen werden. Ebenso wurde ein Ast von *Populus fastigiata*, der nur 24 Stunden nach dem Abschneiden in Luft in Wasser gestanden hatte, behandelt und das Lithium fand sich nach 1 Min. Verweilens der Schnittfläche in der Lösung bis zu 80 cm hoch im Holz (24. Juni 22° C.). Aehnliche Resultate erhielt ich an anderen Aesten; in manchen Fällen aber ist die Steighöhe bei ganz gleicher Behandlung an denselben Pflanzen sehr gering, nur einige Centimeter.

Diese Versuche widersprechen nun der Annahme Pfitzer's dass bei unter Wasser abgetrennten, dann eine Stunde in Wasser belassenen Zweigen der Minderdruck der Gefässluft „längst ausgeglichen“ sein müsse und der von ihm weiterhin gemachten Annahme, „dass die Erfüllung der Gefässe mit Wasser bei unter Wasser abgeschnittenen Pflanzentheilen sich erhält, so lange sie transspiriren“; die direkte Beobachtung zeigt gerade das Gegentheil.

Dagegen kann man allerdings mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, dass an abgeschnittenen, längere Zeit in Wasser gestandenen Sprossen, deren Gefässe sich unten verstopft haben und oben wieder mit verdünnter Luft gefüllt sind, sich ein der unverletzten Pflanze ähnlicher Zustand hergestellt hat und dass ein solcher Spross, aus dem Wasser in Lithiumlösung gestellt, eine Steighöhe desselben ergeben kann, welche der eingewurzelten Pflanze mehr oder weniger ähnlich ist. Der Querschnitt mit seinen verstopften Gefässen entspräche dann gewissermassen der porenfreien Wurzeloberfläche. Dabei kommt nun aber die oben zuerst genannte Fehlerquelle in Betracht, dass nämlich das Leitungsvermögen des Querschnitts nach der Abtrennung von der Pflanze rasch abnimmt.

Unter diesem Gesichtspunkt mögen folgende Versuche von einigem Interesse sein, besonders wenn man sie mit den in § 5 beschriebenen vergleicht.

Am 21. Juni war ein fingerdicker, reich belaubter Ast von *Juglans regia* in Luft abgeschnitten und dann in Wasser gestellt worden; nach 24 Stunden wurde er einfach aus dem Wasser gehoben und sogleich in Lithiumlösung gesetzt; nach 1 Stunde war bei sehr günstigen Transspirationsbedingungen das Lithium 102 cm hoch gestiegen.

Ein ebenso angestellter Versuch mit einem grossen reichbelaubten Aste

von *Ailanthus glandulosa* ergab (ebenfalls am 22. Juni) nach einstündigem Verweilen in Lithiumlösung eine Steighöhe von 125 cm.

Am 12. August wurde derselbe Versuch mit einem daumdicken, 20 grosse Blätter tragenden Aste von *Juglans regia* wiederholt (Sonne und 20° C bei offenem Fenster), nachdem er 16 Stunden in Wasser gestanden; das Lithium stieg hier in 1 Stunde nur 22 cm hoch.

Ein 2 m hoher, mit 4 grossen Blättern versehener Stamm von *Chamaedorea Karwinskiana* war in Luft abgeschnitten und dann 1 Stunde ohne Wasserzutritt liegen gelassen; darauf liess man ihn 6 Stunden lang Wasser saugen; aus diesem sofort in Lithiumlösung gestellt (22—24° C.), stieg diese in 2 Stunden 87 cm (also pro Stunde 43,5 cm) hoch; in den Blättern fand ich kein Lithium.

Bei diesen Aesten hatte, wie gesagt, ein gewisser Gleichgewichtszustand Platz greifen können, bevor sie in die Lithiumlösung tauchten; die Steighöhen in je einer Stunde sind dementsprechend viel kleiner als selbst die kleinsten von Pfitzer an Sprossen gefundenen, welche nur kurze Zeit vor dem Eintauchen in Lithium mit Luft am Querschnitt in Berührung geblieben, oder unter Wasser abgeschnitten und 1 Stunde in diesem belassen waren. Dagegen entsprechen die genannten Steighöhen ungetähr denen, welche ich an Pflanzen gefunden habe, welche die Lithiumlösung mit unverletzten Wurzeln aufnehmen. Es kann sich bei diesen Vergleichen allerdings nicht um einige Centimeter handeln, sondern nur darum, ob das Wasser im Holz in der Stunde mehrere Meter hoch steigt oder nicht.

#### § 5. Das Aufsteigen der Lithiumsalpeterlösung in bewurzelten Pflanzen.

Nachdem nun festgestellt war, dass das salpetersaure Lithium unschädlich ist, von den gesunden Wurzeln aufgenommen wird, sich mit seinem Lösungswasser fortbewegt, — andererseits aber auch gezeigt wurde, dass diese günstigen Eigenschaften nicht vor schweren Irrthümern schützen, wenn man mit abgeschnittenen Sprossen experimentirt, so kam es darauf an, das genannte Salz von Pflanzen mit normalen, unverletzten Wurzeln aufnehmen zu lassen und zu sehen, wie hoch es in gegebener Zeit im Stamm hinaufsteigen würde.

Ich habe bei den von mir im Sommer 1877 gemachten Versuchen jedoch nur eine Frage ins Auge gefasst, nämlich die: wie gross die Steighöhe der Lithiumlösung in einer Stunde ist, wenn die Pflanze sich im Maximum der Thätigkeit befindet; dieses hängt aber davon ab, dass sie im Verhältniss zum Stammquerschnitt eine möglichst grosse Blattfläche besitzt und dass während der Beobachtungszeit sehr günstige Transspiraionsbedingungen (hohe Temperatur, Trockenheit der Luft und Sonnenschein) herrschen. Die Steig-

höhe wird aber noch von dem der Beobachtungszeit vorausgehenden Zustand der Pflanze mit abhängen. War die Transpiration vorher schwach und die Wurzeln reichlich mit Wasser versehen, so konnte sich Wasser in den Hohlräumen der Gefässe und Holzfasern ansammeln, welches dann bei plötzlich gesteigerter Transpiration in den Holzzellwänden emporsteigt, um an den Blättern zu verdunsten. Es ist ersichtlich, dass in diesem Fall, wo die Pflanze aus einem inneren Vorrath schöpft, die an den Wurzeln statthabende Wasseraufnahme geringer sein könnte, als dem Transpirationsverlust entspricht, und ist dies der Fall, so wird auch die beobachtete Steighöhe der Lithiumlösung nicht so gross sein, wie sie sein könnte<sup>1)</sup>. Meine Pflanzen wurden daher schon vor Beginn des Versuchs möglichst günstigen Transpirationsbedingungen ausgesetzt.

Von Pflanzen mit in Nährstofflösung entwickeltem Wurzelsystem wurden nur drei dem Versuch unterworfen; die anderen viel zahlreicheren Versuchspflanzen standen in irdenen, meist sehr geräumigen Blumentöpfen mit Erde, in welcher sich die Wurzeln einige Monate oder Jahre vorher heimisch gemacht hatten. Frisch versetzte Pflanzen würden, da bei dem Versetzen immer zahlreiche Wunden an den Wurzeln entstehen, ähnlichen Einwürfen unterliegen, wie abgeschnittene Zweige.

Einige der Versuchspflanzen blieben während der Beobachtungszeit im Garten; die Mehrzahl wurde aus diesem vorher in das Laboratorium geschafft, und auf die vor den Südfenster angebrachten Bretter gestellt, wo sie wenigstens einen Tag vor dem Anfang des Versuchs und dann auch während desselben stehen blieben. Die Erde in den Töpfen blieb gewöhnlich 1—2 Tage (je nach der Grösse der Töpfe) vor dem Versuch unbegossen; doch wurde darauf gesehen, dass die Pflanze nicht etwa welkte. Der Versuch begann damit, dass die ziemlich trockene Erde reichlich mit Lithiumsalpeter-Lösung begossen wurde und zwar so, dass jedesmal ein beträchtlicher Ueberschuss derselben aus dem Loeh am Boden des Topfes ablief und in den untergestellten Napf sich sammelte. Dies geschah, um sicher zu sein, dass sämtliche Wurzeln, besonders auch die am Boden des Topfes, mit der Lösung in Berührung kamen.

Die Konzentration der aufgegossenen Lösung schwankte zwischen 1 bis 3 Prozent; sie wurde um so höher genommen, je feuchter die die Wurzeln enthaltende Erde war, da das in dieser befindliche Wasser die Lösung verdünnen musste. Trotzdem könnte die aufgesogene Lösung zu hoch konzen-

---

1) Umgekehrt kann eine Pflanze, wenn sie längere Zeit stark transpirirt hat und dann plötzlich in den Schatten kommt, fortfahren, sehr viel Wasser aufzusaugen, viel mehr als der gleichzeitigen Verdunstung entspricht. Hieraus erklärt sich, warum bei Mc Nab (l. c. 1874 p. 356) im Sonnenschein abgeschnittene Sprosse fast gleiche Steighöhe des Lithiums zeigten, obgleich der eine der Sonne ausgesetzt blieb, der andere aber in den Schatten kam.



trirt erscheinen. Dass ich mich zu hoher Konzentration entschloss, geschah in Folge der Wahrnehmung, dass bei Konzentrationen von circa 0,5 % die Nachweisung der oberen Verbreitungsgrenze des Lithiums in der Pflanze schwieriger schien, als wenn die Lösung konzentrierter war. Jedenfalls blieben meine Pflanzen selbst nach so reichlicher Dosis des Lithiumsalzes gesund, wie oben gezeigt wurde. Indessen überlasse ich es späteren Beobachtungen, zu erforschen, ob durch die Konzentration die Steighöhe wesentlich beeinflusst wird.

Gewöhnlich gestattete ich der Pflanze, eine Stunde lang die Lithiumlösung aufzusaugen, wenn nicht eine andere Einrichtung getroffen war (s. unten). Dann wurde der Stamm über der Erde abgeschnitten und sofort von oben herab in kleinere Stücke zerlegt, aus denen nun Theile abgeschnitten und der spektroskopischen Prüfung unterzogen wurden, die ebenfalls von oben gegen unten hin fortschritt. Für äusserste Reinlichkeit betreffs des an dem Messer, der Pincette u. s. w. etwa anhaftenden Lithiums wurde gesorgt. Die Verbrennung geschah so, dass dünne Späne des Holzes, oder Stücke der Blätter mit der Pincette in die Bunsenflamme vor dem Spektroskop gehalten wurden. Bei grossem Lithiumgehalt erscheint so die Lithiumlinie sofort; bei geringem Gehalt muss man warten, bis die Asche weissglüht. Das angewendete Spektroskop enthält nur ein Prisma; die Lithiumlinie wird auch bei äusserst geringen Spuren des Salzes noch deutlich gesehen.

Bei den hier folgenden Versuchsergebnissen ist die Steighöhe immer zunächst vom Wurzelhals an gerechnet. Es ist hierbei jedoch nicht zu vergessen, dass die dem Stamm nächsten, ältesten Wurzeltheile entweder gar nicht. (wenn sie mit Periderm überzogen sind) oder nur langsam Wasser aufsaugen; viel energischer ist diese Thätigkeit an den jungen, meist weiter vom Stamm entfernten, noch mit Wurzelhaaren bekleideten Theilen, die bei den Topfpflanzen vorwiegend an der Innenseite des Topfes und an dessen Boden sich ausbreiten. — Durch diesen Sachverhalt wird nun leider das Urtheil über die von dem Lithium in der Pflanze zurückgelegte Strecke sehr erschwert und es wird noch weiterer Versuche zur Beseitigung des hier liegenden Fehlers bedürfen. Bei meinen Versuchen könnte der Fehler wohl zwischen 5 und 10 cm betragen und es leuchtet ein, dass er bei kurzer Beobachtungszeit und geringer Steighöhe im Stamm schwer ins Gewicht fallen würde. Da ich jedoch lange Beobachtungszeiten anwandte und die Steighöhen meist sehr beträchtlich waren, so wird der Fehler relativ kleiner; auch hat es für meinen hier verfolgten Zweck nicht viel zu sagen, ob die wahre Steighöhe in der Stunde 25 oder 30 cm, ob sie 100 oder 120 cm beträgt; die Frage war vielmehr zunächst die, ob Geschwindigkeiten des aufsteigenden Stromes von 3—4 und mehr Meter vorkommen oder die gewöhnlichen sind, wie aus Pfitzer's Versuchen geschlossen werden könnte. Ich glaube den genannten

Fehler wesentlich zu verringern, wenn ich den beobachteten Steighöhen im Stamm in jedem Fall nach den wahrscheinlich obwaltenden Verhältnissen noch eine Korrektur für die von dem Lithium durchlaufene Wurzellänge zu rechne; so dass die wahre Steighöhe während der Beobachtungszeit gleich ist der Summe dieser Wurzellänge und der beobachteten Höhe im Stamm; welche Länge dann auf eine Stunde zu reduzieren ist.

### In Nährstofflösung kultivirte Pflanzen.

Hierher gehört zunächst der in § 3 beschriebene Versuch mit *Salix fragilis*, bei welchem das Lithium in 2 Stunden bis 170 cm hoch gestiegen war, pro Stunde also 85 cm; wobei jedoch zu bemerken ist, dass das Lithium bis in die Endknospen der längsten Zweige eingedrungen war und vielleicht noch höher gestiegen wäre, wenn es dazu Gelegenheit gefunden hätte.

#### *Zea Mais.*

Zwei Maispflanzen waren im Garten ausgehoben, ihre Wurzeln zum Theil abgeschnitten und dann in Nährstofflösung gestellt worden; es hatte sich im Lauf von 2—3 Wochen an jeder ein mächtiges neues Wurzelsystem entwickelt, welches den Raum des Gefässes (circa 1 $\frac{1}{2}$  l) ausfüllte.

Am 24. Juli 1877 wurde die eine Pflanze mit den Wurzeln in eine 1 prozentige Lithiumsalpeterlösung gesetzt, so dass die Stammbasis 2—3 cm über dem Niveau blieb. Sie hatte 7 gesunde Blätter von 50—70 cm Länge und 7—10 cm Breite; die männliche Rispe fast entfaltet. — Nach 2 Stunden (bei 25—26° Lufttemperatur und Sonnenschein) fand sich das Lithium bis 50 cm über der Stammbasis; von den Blättern enthielt nur das 4. bis 35 cm hoch Lithium<sup>1)</sup>. Am 1. August wurde die zweite Pflanze mit 7 Blättern von bis 75 cm Länge und bis 9,5 cm Breite ebenso in 2 prozentige Lösung gesetzt (bei 26° C.). Nach 1 Stunde fand sich in den Blättern keine Spur Lithium, im Stamm jedoch bis zu 32 cm.

Da sowohl bei *Salix* wie *Zea* junge Saugwurzeln in geringer Entfernung von der Stammbasis vorhanden waren, würde eine Korrektur von 10 cm wohl genügen; demnach wäre die Steighöhe für die erste Maispflanze = 35, für die zweite = 42 cm per Stunde.

### In Erde (in Töpfen) eingewurzelte Pflanzen.

#### *Nicotiana Tabacum.*

30. Juni 1877; Temp. der Luft 26—30° C.; Sonne.

Zwei blühende Pflanzen, fast gleich stark, mit 7 grossen und 3 kleineren Blättern; mit dreiprozentiger Lösung begossen Nachmittag 3 Uhr.

<sup>1)</sup> Bei den Blättern bezeichnet hier und im Folgenden die Steighöhe des Lithiums die Summe des im Stamm und im Blatt selbst zurückgelegten Weges.

Die Pflanze I wurde nach  $\frac{1}{2}$  Stunde 5 cm über der Erde abgeschnitten; der ganze oberirdische Theil enthielt noch kein Lithium.

Die Pflanze II nach 1 Stunde abgeschnitten; der Stamm enthielt bis 39 cm über der Erde Lithium; in sämtlichen Blättern auch Lithium; ein 54 cm hoch entspringendes Blatt von 5 cm Länge enthält Lithium. Obgleich also das Metall im Stamm nur 39 cm hoch nachweisbar, ist es doch in Blättern, welche höher entspringen, vorhanden, ein auch sonst beobachteter Fall, der aber dem bei den vorigen Maispflanzen genannten Verhalten entgegengesetzt ist.

Nimmt man an, dass beide Pflanzen sich gleich verhielten, so war auch bei II nach der ersten Halbstunde noch kein Lithium 5 cm über der Erde, und die maximale Steighöhe von 59 cm wurde dann in der zweiten Halbstunde erreicht, was pro Stunde 118 cm ergeben würde, wobei noch ungewiss bleibt, ob am Ende der ersten Halbstunde das Lithium schon bis an den Wurzelhals vorgedrungen; war dies der Fall, so müsste, gleichförmige Bewegung vorausgesetzt, das Lithium in der ersten Halbstunde einen Weg von 59 cm in den unterirdischen Theilen zurückgelegt haben, was sehr unwahrscheinlich ist. Lässt man die Vergleichung mit I ausser Acht und nimmt man eine Wurzellänge von 25 cm hinzu, so ergiebt sich als Steighöhe pro Stunde 84 cm.

#### *Albizzia lophantha.*

Versuch am 4. Juli 1877; Lufttemp. 20—23° C.; Sonne.

Zwei ziemlich gleiche, vorjährige Pflanzen, *A* mit 11, *B* mit 13 grossen Blättern, wurden, vor dem Südfenster stehend, um 10<sup>h</sup> 15<sup>m</sup> mit 2prozentiger Lösung begossen.

Nach  $\frac{1}{2}$  Stunde wurde aus *A* bei 5 cm über der Erde ein Spahn des Stammes ausgeschnitten; dieser zeigte schon Spuren von Lithium; diese waren noch deutlicher bei 10 cm Höhe nach 35 Minuten.

Bei *B* fand sich nach  $\frac{3}{4}$  Stunden Lithium 15 cm über der Erde.

Nach 50 Minuten hat bei *A* ein Blattstiel 25 cm über der Erde Lithium.

Nach 1 Stunde ist bei *B* Lithium in einem Blatt 80 cm von der Erde entfernt.

Ebenso ist nach 1 Stunde und 5 Minuten bei *A* in einem Blatt 80 cm über der Erde Lithium.

*B* wurde nach 1 St. 10 Min. abgeschnitten und zerkleinert; Lithium im Stamm bis 108 cm, in Blättern bis 110 cm.

*A* hat nach 1  $\frac{1}{2}$  Stunden im Stamm Lithium bis 113 cm, in Blättern über 110 cm. Das Lithium war in den Blättern immer etwas deutlicher als in dem Stammtheil, aus dem sie entspringen.

Als Maximum der Steighöhe über der Erde kann also pro Stunde für *B* 94,2 cm angenommen werden; für die in kleinen Töpfen befindlichen



Wurzeln dürfte eine Korrektur von 10 cm genügen; somit rund 102,6 cm pro Stunde.

Versuch am 30. August; Lufttemp. 23° C.; Sonne.

Eine 150 cm hohe Pflanze mit 20 Blättern; Stamm unten 10–12 mm dick. Um 3<sup>h</sup> 50<sup>m</sup> mit 3prozentiger Lösung begossen. Nach  $\frac{3}{4}$  Stunden 5 cm über Erde abgeschnitten und zerkleinert. Lithium fand sich überall, im Maximum bis 145 cm über Erde. Also pro Stunde 193 cm, wozu auf die Wurzel noch 10 cm gerechnet werden können, was 206 cm pro Stunde ergibt.

#### *Musa sapientum.*

Die zu den Versuchen benutzten Pflanzen waren vom vorigen Jahr, sehr kräftig, mit 2–3 Meter langen Blättern.

Versuch am 4. Juli; 20° C.; wenig Sonne.

Pflanze mit 7 grossen Blättern; Spitze des jüngsten 2,5 m hoch. Um 3<sup>h</sup> 50<sup>m</sup> mit 2prozentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde enthält das älteste Blatt bei 100 cm über Erde kein Lithium. Nach 2 Stunden enthält das 2. Blatt bei 115 cm über Erde kein Lithium.

Nach 16 Stunden (über Nacht) findet sich Lithium im 3. Blatt bis 213 cm Höhe.

Es war nicht ersichtlich, warum in diesem Fall die Bewegung des Lithiums eine so langsame war; bei den zwei folgenden Pflanzen war dieselbe viel rascher.

Versuch am 5. Juli; 20° C.; Sonne.

Pflanze um 9<sup>h</sup> 45<sup>m</sup> mit 4prozentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde bei 90 cm im ältesten Blattstiel kein Lithium. Nach 2 Stunden im 2. Blatt (Stiel und Mittelnerv) ist Lithium bis 185 cm hinauf zu finden; aber erst nach 5 Stunden fand sich Lithium auch im grünen Blattparenchym des 4. Blattes

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich pro Stunde rund 102 cm Steighöhe ergeben.

Versuch am 12. September; Lufttemp. nur 18° C., Sonne.

Eine Pflanze mit Blättern, deren jüngstes 180 cm hoch; Strunk 93 cm hoch. Um 10<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> mit 3prozentiger Lösung begossen. Nach 1 Stunde im 1. Blatt bei 95 cm kein Lithium. Nach 1 $\frac{1}{2}$  Stunden im 2. Blatt bei 95 cm kein Lithium. Nach 2 $\frac{1}{4}$  Stunden im 3. Blatt bis 182 cm Höhe Lithium (in Lamina neben Mittelnerv nichts).

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich eine Steighöhe von rund 90 cm pro Stunde ergeben.

Versuch am 14. September; Lufttemp.  $19-20^{\circ}$  C.; intensiver Sonnenschein.

Eine mächtige Pflanze mit 6 Blättern; Höhe des Strunkes 120 cm.

Um  $8^h 15^m$  mit 3prozentiger Lithiumlösung begossen.

Nach  $1\frac{1}{2}$  Stunde im 2. Blattstiel bei 120 cm Höhe kein Lithium.

Nach  $2\frac{1}{4}$  Stunde im 3. Blatt bei 120 cm kein Lithium. Nach  $2\frac{3}{4}$  Stunden findet sich im 5. Blatt in Stiel und Mittelrippe Lithium bis zu 275 cm; auch in der dünnen Lamina bei 232 cm.

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge würde sich eine Steighöhe pro Stunde von 107 cm ergeben.

Vergleicht man bei den drei letzten Versuchen mit Musa die an den jüngeren Blättern gefundene Steighöhe pro Stunde mit dem genannten Verhalten der älteren Blätter derselben Pflanze, so wird sehr wahrscheinlich, dass das Lithium in den Blättern um so langsamer emporgestiegen ist, je älter sie waren, was einer weiteren Untersuchung empfohlen sein mag.

#### *Cucurbita Pepo.*

Versuch am 29. August;  $22,5^{\circ}$  C.; trüb.

Um 10 Uhr eine 3prozentige Lithiumlösung aufgegossen.

Nach 1 Stunde im Stamm bis 48 cm Entfernung von Erde Lithium (in einem Blatt bei 26 cm Entfernung noch spurweise). Mit Zurechnung von 15 cm Wurzellänge würde man eine Steighöhe von 63 cm pro Stunde erhalten.

Die Pflanze war klein und schwächlich, im Verhältniss zu den im Freien wachsenden ein Zwerg (vergl. unten den Versuch mit *Cucurbita* im freien Land.)

#### *Helianthus annuus.*

Versuch am 6. August;  $22^{\circ}$  C. im Freien bei intensiverem Sonnenschein.

Pflanze 95 cm hoch; bei 63 cm das erste Blatt; hat 12 ausgewachsene und 3 junge Blätter.

Um  $3^h 30^m$  wird 2prozentige Lithiumlösung aufgegossen.

Nach 1 Stunde abgeschnitten und zerkleinert, enthält der Stamm bis 49 cm über der Erde Lithium, was mit 20 cm Wurzellänge rund 70 cm Steighöhe pro Stunde ergibt.

Versuch am 7. August, im Freien; Sonne.

Pflanze mit 12 Blättern, Stamm 95 cm hoch; bis zum untersten Blatt 60 cm.

Morgens um  $8^h 34^m$  mit 2prozentiger Lösung begossen. Nach  $1\frac{1}{2}$

Stunden findet sich Lithium bis 62 cm im Stammholz, bis 65 cm im zweiten Blattstiel.

Mit Zurechnung von 20 cm Wurzellänge Steighöhe pro Stunde 56 cm.

### *Jatropha janipha.*

Am 21. Juli bei intensivem Sonnenschein.

Stamm 185 cm hoch, unten ca. 3 cm dick. Das älteste Blatt 158 cm über der Erde; Laubkrone besteht aus drei Aesten mit 36 Blättern.

Um 9 Uhr Morgens mit 2prozentiger Lösung begossen.

Nach 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden wurde ein bei 145 cm Höhe entspringender Zweig abgeschnitten; er enthielt kein Lithium; es zeigte sich, dass dieses erst bis 75 cm über der Erde im Stamm vorgedrungen war<sup>1)</sup>.

Mit Zurechnung von 25 cm Wurzellänge wäre die Steighöhe pro Stunde 40 cm.

### *Podocarpus macrophylla.*

Am 14. Juli; Lufttemp. 26° C.; Sonne.

Eine mindestens 10 Jahre alte Pflanze, mit ca. 4 m hohem Stamm, sehr reich verzweigt und dicht belaubt, in grossem Holzkübel im Garten stehend.

Um 8<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> wurde eine 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub>prozentige Lösung aufgegossen; die Erde des Kübels war noch ziemlich feucht, die Lösung wurde aber binnen wenigen Minuten aufgesogen.

Da der Stamm der Pflanze nicht geopfert werden sollte, wurden zu verschiedenen Zeiten kleine Zweige, welche unmittelbar aus jenem entsprangen, abgeschnitten.

Erst nach 7 Stunden fand sich Lithium in einer Entfernung von 79 cm von der Erde vor.

Nach 8 Stunden fand sich Lithium in den Blättern eines Sprosses, bei 120 cm Entfernung; die Sprossachse bei 100 cm gab keine Reaktion.

Nach 9 Stunden fand es sich in Blättern eines Sprosses bei 165 cm Entfernung, die Sprossachse reagierte nicht bei 145 cm.

Also auch hier zeigte sich wieder, dass das Lithium früher in den Blättern, als in den sie tragenden Achsentheilen nachweisbar wird.

Für die Entfernung der aufsaugenden Wurzeln vom Wurzelhals darf hier wohl wenigstens 30 cm angenommen werden. Dies zu Grunde gelegt, ergibt die

Beobachtung nach 7 Stunden	. . .	= 15,6 cm
„ „ 8 „	. . .	= 18,7 „
„ „ 9 „	. . .	= 21,7 „
Steighöhe pro Stunde im Mittel		= 18,7 cm

<sup>1)</sup> Selbst nach 23 Stunden war in einem Blatt bei 165 cm Entfernung von der Erde kein Lithium; erst nach 48 Stunden war die ganze Pflanze davon durchdrungen.



*Vitis vinifera.*

Am 1. September; Lufttemp. 20° C; Sonne.

Ein seit 8 Jahren in einem sehr grossen irdenen Topf vegetirender Weinstock; Stamm unten 3 cm dick, bei 6 cm Höhe in zwei gleichstarke Aeste übergehend, beide reich belaubt und mit Trauben besetzt; Aeste ca. 80 cm lang.

Um 9<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> mit 1 1/2 prozentiger Lösung begossen.

Nach 30 Minuten fand sich Lithium 11 cm über der Erde in einem kleinen Seitenspross. Nach 1 Stunde bis 73 cm über der Erde in Holz und Blättern.

Nimmt man noch 25 cm nicht saugende Wurzellänge hinzu, so ergibt sich 98 cm Steighöhe pro Stunde.

Ich lasse nun zunächst eine Uebersicht der durch diese Versuche gewonnenen Ergebnisse folgen;

Pflanze mit Wasserwurzeln.	Steighöhe pro Stunde.	
Salix fragilis . . . . .	85 cm	(wahrscheinlich mehr)
Zea Mais . . . . .	30	} Mittel 36 cm
do. . . . .	42	
Wurzeln in Erde.		
Nicotiana Tabacum . . . . .	118	(oder 84 cm)
Albizzia lophantha . . . . .	102,6	} Mittel 154 cm
do. . . . .	206	
Musa sapientum . . . . .	102	} Mittel 99,7 cm
do. . . . .	90	
do. . . . .	107	
Cucurbita Pepo . . . . .	63	
Helianthus annuus . . . . .	70	} Mittel 63 cm.
do. . . . .	56	
Jatropha janipha . . . . .	40	
Podocarpus macrophylla . . . . .	18,7	
Vitis vinifera . . . . .	98	

Die gefundenen Steighöhen sind, wie man sieht, sehr verschieden, sie schwanken zwischen 18,7 cm und 206 cm. Die beobachteten Exemplare befanden sich jedesmal in solchen Umständen, wo das Maximum der Transpiration, also auch der Geschwindigkeit des aufsteigenden Stromes für sie nahezu erreicht sein konnte.

Exemplare mit grösserer Blattfläche würden mehr transspirirt, dafür aber auch dickere Stämme oder überhaupt einen grösseren leitenden Querschnitt gehabt haben und es ist fraglich, ob wesentlich grössere Steighöhen dadurch erreicht worden wären. Immerhin wäre aber zu wünschen, dass später derartige Beobachtungen an zahlreichen Exemplaren einer Species in

den verschiedensten Entwicklungszuständen und unter den verschiedensten äusseren Transspirationsbedingungen gemacht wurden, um das mögliche Maximum der Geschwindigkeit des aufsteigenden Saftstromes sicher zu stellen.

Einstweilen zeigen aber meine Versuche an Pflanzen mit unversehrten Wurzeln, selbst wenn ich einen Beobachtungsfehler von 10 cm pro Stunde zugebe, Steighöhen, welche selbst im äussersten Fall (bei Albizzia mit 206 cm) noch beträchtlich hinter der geringsten Steighöhe ( $2\frac{1}{2}$ –4 m) zurückbleiben, welche Pfitzer<sup>1)</sup> an abgeschnittenen Zweigen mit Lithiumlösung beobachtet hat.

Die Frage, ob bei gleichen Transspirationsbedingungen und gleichem leitenden Querschnitt verschiedene Pflanzenarten eine verschiedene (ihnen spezifisch eigenthümliche) Geschwindigkeit der Saftbewegung haben, lässt sich mit Sicherheit, da der leitende Querschnitt nicht bestimmt ermittelt werden kann (vergl. p. 475), jetzt nicht beantworten; ich habe aus diesem Grunde auch weder die Transspirationsgrössen, noch die Stammquerschnitte der von mir beobachteten Pflanzen genau bestimmt.

Die voranstehenden Zahlen haben daher nur den Werth rein empirischer Daten, durch welche nur das Eine festgestellt werden soll, dass Beobachtungen an Pflanzen mit unverletzten Wurzeln weit geringere Steighöhen ergeben, als Pfitzer an abgeschnittenen Zweigen gefunden hat.

Da die im freien Land erwachsenen Pflanzen ein weit kräftigeres Wurzelsystem und viel grössere Blattflächen entwickeln, als die selbst in grossen Töpfen kultivirten Pflanzen, so hoffte ich grössere Steighöhen zu beobachten, wenn ich Freilandpflanzen an sehr warmen und sonnigen Tagen mit Lithiumlösung begösse. Die bis jetzt erzielten Resultate entsprechen dieser Erwartung jedoch noch nicht.

Am 1. Juli 1877 (Lufttemp. 25—28° C., starker Sonnenschein) wurde Morgens 10 Uhr eine Gruppe dicht beisammenstehender weiblicher Hanfpflanzen von 130—140 cm Höhe mit 1200 ccm einer 1prozentigen Lösung begossen. Nach 2 Stunden war aber noch kein Lithium in den oberirdischen Theilen zu finden; und selbst nach 8 Stunden war es bei einer Pflanze nur 45 cm, bei einer anderen 92 cm hoch gestiegen.

Noch viel ungünstiger fiel ein Versuch mit Cucurbita Pepo aus. Die beiden Pflanzen waren auf einer freien sonnigen Fläche des Gartens erwachsen; ihre Wurzeln dicht nebeneinander; jede hatte am Hauptstamm 15 sehr grosse Blätter und mehrere reichbelaubte Seitensprosse. Am 12. Juli um 10<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> wurden 3,2 l einer 2prozentigen Lösung auf die Erde gegossen, so dass ein Kreis von ca. 50 cm Durchmesser stark befeuchtet wurde. Obgleich die Luft sehr warm war und starker Sonnenschein die

<sup>1)</sup> Verh. des Heidelb. natur-med. Vereins. N. F. 1. Bd.

Blätter traf, fand ich dennoch  $1\frac{3}{4}$  Stunden später in der einen Pflanze bei 10 cm über dem Wurzelhals noch kein Lithium. Bei der anderen Pflanze enthielt das älteste Blatt bei 40 cm Entfernung vom Wurzelhals auch nach 5 Stunden noch kein Lithium. Dies veranlasste mich, die Erde an den Wurzeln aufgraben zu lassen; sie war ganz nass bis zu 20 cm Tiefe und ein Theil davon, mit Wasser übergossen, gab an dieses viel Lithium ab. Es blieb daher räthselhaft, warum die Pflanze bei 40 cm Entfernung von der Erde nach 5 Stunden kein Lithium enthielt, da eine kleine Topfpflanze schon nach 1 Stunde eine Steighöhe von 63 cm zeigte. — Selbst nach 10 Stunden war in der fraglichen Pflanze bei 40 cm Entfernung vom Wurzelhals noch kein Lithium zu finden, und selbst am folgenden Tage (nach 23 Stunden) war es nur im nächstfolgenden Blatt (etwa 65 cm) entfernt, nicht aber weiterhin in der Pflanze zu finden. Erst 3 bis 4 Tage später war es in der ganzen Pflanze verbreitet, die übrigens rüstig fortwuchs.

Etwas günstiger war das Ergebniss bei einem kolossalen Exemplar von *Helianthus annuus*, welches, im Freien erwachsen, einen Stamm von 230 cm Höhe und 33 mm Dicke, 28 grosse Blätter und 7 Blüthenköpfe besass (am 30. August). Die trockene Erde wurde in einem Umkreis von 50—60 cm Radius oberflächlich aufgehaekt, dann mit 3 Liter einer 3prozentigen Lösung begossen und dann noch etwa 10 Liter Wasser nachgegossen. Dies geschah um 9 Uhr, die Temperatur der Luft war  $21-22^{\circ}$  C., doch wenig Sonne. Nach 2 Stunden zeigte ein Stück Holz, aus dem Stamm bei 45 cm Höhe geschnitten, erst geringe Spuren von Lithium.

Nach  $2\frac{1}{2}$  Stunden wurde die Pflanze abgeschnitten, zerkleinert und untersucht; Lithium fand sich nur bis zu 55 cm im Stamm (spurenweise).

Nimmt man an, die aufsaugenden Wurzeln seien sogar 50 cm vom Stamm entfernt gewesen, so erhält man doch nur 42 cm als den in einer Stunde vom Lithium zurückgelegten Weg, während die kleinen Topfpflanzen (s. oben) von *Helianthus annuus* 56 und 70 cm ergaben.

Ob das verspätete Erseheinen des Lithiums in den oberirdischen Theilen der Freilandpflanzen vielleicht darauf beruht, dass, ihre Saugwurzeln weiter, als man gewöhnlich glaubt, vom Stamm entfernt sind, oder ob andere Ursachen es bedingen, mag weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Jedenfalls zeigen die hier mitgetheilten Erfahrungen, dass es keineswegs eine einfache und leichte Aufgabe ist, über die wahre Bewegung des aufsteigenden Saftes transspirirender Pflanzen ins Reine zu kommen.

Würzburg, 29. Nov. 1877.

---



## XXIII.

### Ueber die Porosität des Holzes.

1877 bis 1879.

(Aus den „Arbeiten des botan. Instituts“ in Würzburg, Bd. II., p. 291, 1879.)

Unter diesem Titel habe ich im Februar 1877 vorläufige Mittheilungen über Untersuchungen veröffentlicht<sup>1)</sup>, die den Zweck verfolgen, eine Reihe physikalischer Eigenschaften des Holzes, welche bei der Wasserbewegung in lebenden Holzpflanzen vorwiegend betheiligt sind, näher kennen zu lernen. Hier wünsche ich nun das dort Gesagte ausführlicher zu begründen und die Resultate einiger seitdem von mir gemachten Beobachtungen nachzutragen. Ich muss jedoch bemerken, dass meine Untersuchungen auch jetzt noch nicht für abgeschlossen gelten können, obgleich ich ihnen ungewöhnlich viel Zeit und Mühe gewidmet habe; ein sehr fühlbares Hinderniss lag in der Schwierigkeit, brauchbares Material zu beschaffen; als solches ist für die Mehrzahl der Versuche nur gut gewachsenes Tannenholz (*Abies pectinata*) und zwar von 5—10jährigen Stämmen (nicht Aesten) zu betrachten, weil es keine Gefässe und keine Harzgänge besitzt, breite Jahrringe bildet und mit dem Messer leicht glatt zu schneiden und selbst im ganz nassen Zustand auf der Drehbank zu bearbeiten ist. Zwar wurden auch andere Abietineen und gelegentlich Laubhölzer benutzt, aber so brauchbar wie die Edeltanne fand ich keines, und leider ist gerade diese in Würzburg schwierig zu beschaffen, was um so mehr ins Gewicht fällt, als viele Versuche nur dann ein genügendes Ergebniss liefern, wenn sie mit ganz frischem Holz angestellt werden (trotzdem habe ich mit sehr gutem Material gearbeitet). Wenn in Folgendem die zur Untersuchung benutzte Holzart nicht ausdrücklich genannt ist, so ist immer frisches Edeltannenholz zu verstehen.

Einen Theil des in der vorläufigen Mittheilung Gesagten habe ich bereits in der Abhandlung: „Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms u. s. w.“ im vorigen Heft dieser Arbeiten (Bd. II, p. 148 ff.) ausführlicher bearbeitet, und werde ich hier nur gelegentlich darauf zurück-

---

<sup>1)</sup> Verh. der phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1877, Bd. XI.

kommen<sup>1)</sup>, von dem übrigen Inhalt der vorläufigen Mittheilung aber nehme ich hier Einzelnes wörtlich auf:

### § 1.

Das Holz besteht aus einem Gerüst verholzter Zellstofflamellen, welche Hohlräume (Zellenräume) umschliessen. Je nach Umständen können die Hohlräume Wasser oder verdünnte Luft (mit Wasserdampf) oder beides enthalten; die Wände selbst können trocken oder wasserhaltig (imbibirt) sein; mit dem Wassergehalt ändert sich ihr Volumen oder ihr Quellungszustand. — Die Zellräume des Holzes sind kapillare Räume; die Zellwände selbst enthalten dagegen, wie unten gezeigt werden soll, keine Kapillaren, in welche Flüssigkeit oder Luft ohne Weiteres eindringen könnte.

Um die durch die Transpiration und andere Ursachen hervorgerufene Bewegung des Wassers im Holz beurtheilen zu können, muss man die Kapillarität der Hohlräume von der Imbibition der Zellwände scharf unterscheiden, und es wird eine der wesentlichsten Aufgaben des Folgenden sein, zu beweisen, dass die mit Quellung verbundene Imbibition nicht, wie man bisher allgemein glaubte, eine Form der Kapillarität sei; mit der Beseitigung dieses Grundirrthums fällt, wie ich schon früher hervorhob, eine der grössten Schwierigkeiten in der Theorie der Wasserbewegung im Holz, nämlich die, warum das Wasser mit grosser Geschwindigkeit bis zu den höchsten Baumtheilen, selbst einige hundert Fuss hoch steigt.

Das den Transpirationsstrom leitende Holz enthält bekanntlich in seinen Hohlräumen neben Wasser auch Luft<sup>2)</sup>. Ueber das Volumen-Verhältniss beider, sowie über das Volumen der Zellwände (der Holzmasse) können blosses Wägungen ebenso wenig, wie mikroskopische Beobachtungen Aufschluss geben; aber gerade in der richtigen Beurtheilung dieser Volumen-Verhältnisse von Holz, Wasser und Luft (resp. leerem Raum) liegt der Schlüssel zum Verständniss zahlreicher Erscheinungen, die bisher ganz unerklärt bleiben mussten. Das Volumen des in einem gegebenen Raumtheil frischen Holzes enthaltenen Wassers lässt sich leicht durch den Gewichtsverlust beim Trocknen bestimmen; dann aber kommt die Frage, wie viel von dem Volumen des nun trockenen Holzes wird von den Zellwänden eingenommen? Erst wenn dies bekannt ist, kann auch das Volumen der Luft oder besser der nicht von Wasser und Zellhaut

---

<sup>2)</sup> Auch möchte ich Leser, denen es auf eine allseitige Kenntniss der physiologischen Eigenschaften des Holzes ankommt, auf die in dem vorliegenden Buch vorausgehende Abhandlung XIX und XX verweisen. Zusatz 1892.

<sup>1)</sup> Besser gesagt: wasserfreien Raum, der gewöhnlich nur verdünnte oder keine Luft enthält, aber mit Wasserdampf gesättigt ist. Zusatz 1892.

erfüllten Hohlräume berechnet werden. Um dies zu erreichen, musste zunächst das specifische Gewicht der Holzzellwand festgestellt werden, welches bisher nur sehr ungenau bekannt und zu dem angegebenen Zweck noch kaum in Anspruch genommen ist.

Nicht minder wichtig zum Verständniss der Rolle, welche die Holzzellwand bei der Wasserleitung spielt, ist die Beantwortung der Frage, wie gross im Maximum die Wasserkapazität eines Volumens Holzzellwand ist; meine neueren Beobachtungen führen zu dem überraschenden Ergebniss, dass diese Wasserkapazität eine auffallend geringe ist und dass Zellwände und andere Stoffe, welche nicht verholzt sind und eine grosse Wasserkapazität besitzen, das Wasser festhalten, es aber nicht oder äusserst langsam fortleiten; es ist eine specifische Eigenschaft der Holzzellwand, das in ihr enthaltene geringe Wasserquantum mit grosser Geschwindigkeit fortzuleiten. Es war ein Grundfehler aller bisherigen Theorien auf diesem Gebiet, die Holzzellwand mit beliebigen anderen Zellwänden oder überhaupt mit beliebigen anderen imbibitionsfähigen Körpern in eine Reihe zu stellen. Die Natur erzeugt das Holz nur und ausschliesslich da, wo es auf rasche Wasserbewegung ankommt, und damit stimmen meine Versuchsergebnisse vollkommen überein; eben die Geschwindigkeit der Wasserverschiebung in der Holzzellwand macht eine grosse Wasserkapazität derselben überflüssig, auch würde eine solche, da sie nothwendig mit entsprechender Quellung verbunden ist, Nachtheile für die Landpflanze mit sich bringen.

Ferner war es nöthig, die Filtration des Wassers durch Holz<sup>1)</sup> ohne Gefässe näher kennen zu lernen; noch jüngst wurden Angaben gemacht, wonach die Filtration des Wassers im Holz Widerstände erfahren soll, die durchaus nicht existiren. Manche Erscheinungen im lebenden Baum werden aber nur verständlich, wenn man weiss, dass **das Wasser auch durch gefässfreies Holz ausserordentlich leicht filtrirt**. Dass diese rasche Filtration in der Längsrichtung durch die gehöften Tüpfel wesentlich begünstigt wird, dürfte keinem Zweifel unterliegen. In dieser Beziehung aber war die Frage von Interesse, ob die gehöften Tüpfel wirklich offen oder mit einer feinen Haut verschlossen sind.

Ich werde nun im Verlauf der Darstellung gelegentlich auf diejenigen bekannten Erscheinungen im Leben der Holzpflanzen hinweisen, welche sich durch die Ergebnisse meiner Beobachtungen erklären lassen oder durch sie erst problematisch werden; eine in sich zusammenhängende Theorie aller mit der Wasserleitung in Holz verbundenen Erscheinungen ist aber erst von

---

1) Worüber bereits ziemlich ausgedehnte Beobachtungen älterer Autoren sowie Rauwenhoff's von 1868 (Phyto-physiol. Bijdragen, Amsterdam) vorliegen; Letzterer hat auch die ältere Litteratur gesammelt, die ebenso wie Rauwenhoff's Arbeit in der neun Jahre späteren von Horwath: Beiträge zur Lehre über die Wurzelkraft. Strassburg 1877 nicht erwähnt ist.



weiteren Untersuchungen, zumal auch an lebenden Bäumen zu erwarten; denn so reich auch die Litteratur in letzterer Beziehung ist, enthält sie doch nur wenig Verwerthbares.

## § 2.

Ob die Hohlräume der Holzzellen durch offene Kanäle (in den gehöften Tüpfeln) unter einander in Verbindung stehen, oder ob die gehöften Tüpfel geschlossen, die Hohlräume der Zellen also auch allseitig geschlossen sind, diese Frage ist bisher verschieden beantwortet worden. Th. Hartig hielt die gehöften Tüpfel für geschlossen; Schacht, Unger, Sanio, Hofmeister, Dippel, Nägeli, Schwendener, ich und Andere glaubten, die feine, den Tüpfelraum durchsetzende Haut verschwinde später und die Zellen öffnen sich so ineinander. Sanio erklärte sich neuerdings, auf anatomische Untersuchungen gestützt, für die Persistenz des fraglichen Häutchens und somit für die Geschlossenheit der Holzzellen<sup>1)</sup>. Da mir der anatomische Befund, selbst nach den sorgfältigen Auseinandersetzungen eines so ausgezeichneten Phytotomen, wie Sanio, doch nicht alle Zweifel löste, so griff ich zunächst auf den von Theodor Hartig<sup>2)</sup> zuerst gemachten Versuch, in Wasser fein zertheilten Zinnober durch Tannen- und Taxusholz zu filtriren, zurück, den ich jedoch in anderer Form einrichtete. Die beste Sorte des in eckigen Stücken als Malerfarbe käuflichen Zinnobers wurde in viel destillirtem Wasser diluirt, dann wiederholt durch Filtrirpapier filtrirt. Das Filtrat enthält den Zinnober in so feinen Körnchen, dass sie sämmtlich lebhaft „Molekularbewegung“ zeigen und selbst nach mehreren Tagen nicht zu Boden sinken. Frisch vom lebenden Stamm abgeschnittene Holzcyylinder von 3 bis 4 cm Länge wurden an das untere Ende eines Glasrohrs befestigt, welches oben mit einem weiten Gefäss versehen war<sup>3)</sup>; Rohr und Gefäss wurden mit der Zinnoberemulsion gefüllt, so dass auf dem Holzcyylinder ein konstanter Wasserdruck von 160 cm Höhe lastete. Die Versuche dauerten 1—3 Tage. Das durchfiltrirende Wasser war vollkommen klar, es enthielt keine Spur von Zinnober. Der obere Querschnitt eines so behandelten Holzcyinders zeigt alle Schichten von Frühjahrsholz satt zinnoberroth, die des Herbstholzes nicht oder in radialen Streifen roth, das Kernholz ganz ungefärbt. Spaltet man den Holzcyylinder, so findet man ausnahmslos den Zinnober nur 2—3 mm tief eingedrungen, entsprechend der Zellenlänge der von mir benutzten Holzstücke; das übrige Holz ist vollkommen farblos. Die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten, radialen und tangentialen Längsschnitten zeigt, dass die Mehrzahl der geräumigen Frühlingsholzzellen gänz-

1) Sanio, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. IX, 1873—74. Seitdem ist auch de Bary in seiner „*Vergleich. Anatomie*“ 1877 dieser Ansicht beigetreten.

2) Hartig, *Botanische Zeitung* 1863, p. 293.

3) Vergl. weiter unten Fig. 18.

lich mit Zinnober, bis an ihre unteren Spitzen erfüllt sind; auch die Tüpfelräume (Höfe) dieser selben Zellen sind mit dem Zinnober dicht angefüllt, so zwar, dass man deutlich sieht, wie die Körnchen durch den einen Tüpfelkanal in den Hofraum eingedrungen sind, diesen erfüllt haben, aber offenbar auf der anderen Seite, an der Stelle, wo sich der Hofraum in die benachbarte Zelle zu öffnen scheint, einem Hinderniss begegnet sind, welches ihre weitere Bewegung aufhielt<sup>1)</sup>. Neben den so erfüllten Zellen liegen oft, wie man zumal auf tangentialen Längsschnitten erkennt, leere durch den Schnitt nicht geöffnete Zellen; dagegen sind die mit Zinnober erfüllten solche, welche durch das Abschneiden des Holzstückes geöffnet worden sind. Das Wasser filtrirt durch die Tüpfel in die benachbarten und tieferen Zellen und lässt die Körnchen offenbar an einer auswärts gedrängten feinen Haut, der Schliesshaut des Tüpfels, zurück. Wie die Holzzellen gegen die Herbstgrenze hin immer enger und enger werden, so nimmt auch ihr Zinnobergehalt ab; die letzten Herbstholzzellen scheinen gar keinen Zinnober aufzunehmen und auch die etwas weiter nach innen, im Jahrring liegenden sind nur zum Theil erfüllt; gewöhnlich sind es radiale Reihen solcher Zellen, welche, vom Frühlingsholz ausgehend, fast bis an die äusserste Grenze des Herbstholzes Zinnober führen, während die zwischenliegenden Reihen farblos sind. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Spiegelfasern (Markstrahlen) keinen Zinnober enthalten.

Befestigt man ein frisches Stück Tannenholz auf dem kürzeren Schenkel eines gebogenen Rohrs und füllt dieses mit Quecksilber, so dass es die untere Querschnittsfläche des Holzes berührt und im längeren Schenkel um 30—40 cm höher steht, und lässt man diesen Druck 2—3 Tage einwirken, so dringt das Quecksilber ebenfalls nur in die durch das Messer geöffneten Holzzellen, erfüllt diese ganz und ebenso die Tüpfelräume, dringt aber nicht durch diese hinaus in benachbarte Zellen<sup>2)</sup>; auch hier wird also nur eine 2—3 mm dicke Schicht am Holzquerschnitt mit Quecksilber gefüllt, wie der Längsschnitt zeigt, und das übrige Holz bleibt vollkommen frei davon.

Diese Ergebnisse bestätigen also Hartig's und Sanio's Angaben, wonach die gehöften Tüpfel geschlossen sind.

Die von Schacht 1859 aufgestellte Lehre vom Offensein der gehöften Tüpfel<sup>3)</sup> fand damals von Seiten aller hervorragenden Phytotomen mit Aus-

1) Vergl. die von Th. Hartig gegebene Abbildung Bot. Zeitg. 1863, Taf. XI. 4.

2) Ich besass früher ein Stück Tannenholz, welches offenbar lange Zeit zum Umrühren geschmolzenen Zinns oder einer Legirung desselben gedient hatte. Alle Zellen dieses Holzes waren mit dem Metall vollständig erfüllt und ebenso die Tüpfelräume. Dieses Präparat war es vorwiegend, was mich an das Offensein der Letztern glauben liess. Jetzt muss ich jedoch annehmen, dass die Schliesshäute der Hoftüpfel von dem heissflüssigen Metall durchbrochen waren.

3) Vergl. die Litteratur darüber bei Sanio im Jahrb. f. Wiss. Bd. XI., p. 94 ff.

nahme Th. Hartig's so allgemeine Billigung, dass ich dieselbe früher, ohne eigene experimentelle Nachuntersuchung, wie eine feststehende Thatsache betrachtete und in meine Schriften aufnahm. Wurde doch selbst der entscheidende Hartig'sche Versuch von Unger anscheinend widerlegt<sup>1)</sup>, und Hofmeister (Flora 1862, p. 139) glaubte bei geringem Druck einen mit Zinkweiss getrübbten Gummischleim durch die von ihm deshalb für offen erklärten Tüpfel des Kiefernholzes gepresst zu haben; offenbar hatte er es aber mit Spalten und Rissen im Holz zu thun; wer aber konnte vermuthen, dass diese damals hervorragenden Botaniker nicht im Stande gewesen seien, den an sich so einfachen und schlagenden Versuch Theodor Hartig's mit dem nöthigen Geschick zu wiederholen? Ich war daher nicht wenig erstaunt, als ich 1876 zum ersten Mal selbst derartige Versuche anstellte und sofort die Richtigkeit der Th. Hartig'schen Angaben erkannte.

### § 3. Filtration des Wassers durch Holz.

Ist das Tannenholz sehr wasserreich, so genügt der kleinste denkbare Druck, Wasser durch dasselbe hindurchzupressen. Dies zeigt z. B. folgender Versuch: Man befestigt ein frisches Stück Tannenholz an dem kürzeren Schenkel eines U-förmigen Rohres, welches mit Wasser gefüllt wird. Das Wasser quillt so lange oben aus, bis der Druck vollkommen ausgeglichen ist; indem man den oberen Querschnitt, aus dem das Wasser hervorquillt, öfter abtrocknet und mit der Lupe besichtigt, kann man sich leicht überzeugen, dass das Wasser nicht etwa aus einzelnen gröblichen Poren, sondern ganz gleichförmig aus dem Frühlingsholz hervorquillt. — Dass schon sehr geringe Druckdifferenzen das Wasser im Holz durch die geschlossenen Zellwände hindurchdrücken, zeigen auch meine früheren Angaben über das Ausquellen und Wiedereinsaugen des Wassers, wenn wasserreiche Holzstücke bald erwärmt, bald abgekühlt werden, wobei schon unbedeutende Temperaturänderungen der Luftblasen in den Holzzellen die nöthigen Druckdifferenzen liefern<sup>2)</sup>. Wo möglich noch einfacher und lehrreicher ist folgende Erfahrung. Schneidet man die Endflächen eines sehr wasserreichen, aber lebensfrischen Tannenstammes im Winter mit dem Messer glatt und hält man das Holz nun vertikal, so erscheinen die obere und untere Querschnittsfläche trocken. Setzt man nun auf den oberen Querschnitt mit Hilfe eines Pinsels eine dünne Wasserschicht, so sinkt diese sofort in das Holz ein und am unteren Querschnitt sieht man eine ebenso grosse Wassermenge ausquellen, zuerst aus dem Frühlingsholz des äussersten, dann des folgenden inneren Ringes u. s. f. Dreht man das Stück rasch um, so wiederholt sich der Vorgang, der deutlich zeigt, dass auch die kleinsten Druckdifferenzen ausgeglichen

<sup>1)</sup> Unger, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 50, p. 130.

<sup>2)</sup> Vergl. Sachs, Botan. Zeitg. 1860. No. 29 und hier Abhandl. XX.



werden. Der Versuch gelingt nicht nur mit 10 bis 15 cm langen, sondern auch mit 100 und mehr Centimeter langen Stammstücken der Tanne<sup>1)</sup>. Eine bequeme Methode, die Filtration zu beobachten, besteht auch darin, dass man einen Cylinder frischen Holzes auf den kürzeren Schenkel eines U-förmigen Rohres bindet, welches dann mit Wasser gefüllt wird; je nachdem man das Rohr neigt, quillt Wasser aus dem glattgeschnittenen Querschnitt des Holzes oder wird wieder eingesogen. Man sieht deutlich, dass es ganz gleichmässig aus dem Frühlingsholze kommt und in dieses wieder einsinkt; ob das Herbstholz überhaupt Wasser durchlässt, bleibt auch hier fraglich.

Dem entsprechend ist auch die Filtrationsgeschwindigkeit des Wassers im Holz bei gesteigertem Druck eine ausserordentlich grosse. Aus sehr zahlreichen Versuchen hierüber führe ich nur folgende Resultate an: Der Splint (das Kernholz lässt unter diesen Bedingungen überhaupt kein Wasser durch) eines lebenden 70 mm langen Stammstückes von *Taxus baccata* liess bei 65—55 cm Quecksilberdruck in den ersten 2 Minuten eine Wassersäule von 50 mm Höhe (von gleichem Querschnitt wie der Splint) durchpassiren, was auf die Stunde berechnet 1,5 m Höhe giebt. Ebenso filtrirte durch lebendes Tannenholz von 68 mm Länge bei einem Druck von 80—77 cm Quecksilber eine Wassersäule gleichen Querschnittes von 11,5 mm Höhe in der ersten Minute; was auf die Stunde berechnet 690 mm Höhe ergibt<sup>2)</sup>.

So ausgiebig ist die Filtration jedoch nur unter zwei Bedingungen; das Holz muss ganz frisch und das destillirte Wasser sehr rein sein. Setzt man die Filtration länger fort, so nimmt ihre Geschwindigkeit sehr rasch ab; sie kann schon nach einigen Minuten auf die Hälfte, in einigen Stunden auf einen Bruchtheil jener Werthe sinken und nach mehreren Tagen fast Null werden. Es beruht dies zum grossen Theil auf einer eigenthümlichen

---

1) In seinem Buch: „Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen“ (1891) sagt Strasburger p. 773 unter der fettgedruckten Ueberschrift: „Der Th. Hartig'sche Tropfenversuch und die Filtrationswiderstände“ wörtlich: „In dem bekannten Th. Hartig'schen Versuche veranlasst ein Tropfen, den man der oberen Querschnittsfläche eines wasserreichen Stammstückes (einer Konifere oder Dikotyle ist nicht gesagt, Sachs) aufsetzt, alsbald das Hervortreten eines entsprechenden Tropfens aus der unteren Querschnittsfläche“. Warum Strasburger dies den Hartig'schen Versuch nennt, ist mir unbekannt, auch ist keine Litteraturangabe für diese Benennung von ihm beigelegt. Zusatz 1892.

2) Es leuchtet ein, dass derartige Filtrationsversuche durch Holz für den vorliegenden Zweck nur dann einen Sinn und wissenschaftlichen Werth haben, wenn das Holz keine Gefässe (Holzröhren) und auch keine anderen Kanäle (Harzgänge) enthält: was bei der Edeltanne der Fall ist. Dikotylenholz ist betreffs der Filtration ein grobes Sieb, besonders dann, wenn es als dünne Platte (Querscheibe) angewendet wird. Der Schwerpunkt meines „Tropfenversuchs“ liegt darin, dass er mit Tannenholz und zwar mit einem langen Stammstück gemacht wird. Zusatz 1892.

Veränderung an der das Wasser aufnehmenden Seite<sup>1)</sup>; denn es genügt, nachdem die Filtration sehr klein geworden ist, an dieser Seite eine Holzscheit von 0,2 mm Dicke wegzuschneiden, um dann die Filtration wieder sehr lebhaft werden zu lassen. Jede Verunreinigung des Wassers (z. B. mit feinen Zinnoberteilchen) macht, dass die Filtration gleich anfangs sehr unbedeutend ist.

Die Leichtigkeit, mit welcher das Wasser aus einer Holzzelle in die andere gedrückt oder gesogen werden kann, beweist, dass die durch Temperaturänderungen und Transpiration bewirkten Volumenänderungen der Luftblasen im Holz hinreichen, Wasserströmungen in demselben zu veranlassen, was übrigens aus meinen oben citirten Versuchen von 1860 schon hervorgeht. Ebenso folgt aus dem Gesagten, dass innerhalb der fertig ausgebildeten Holzzellen keine Turgescenz möglich ist.

Dass es vorwiegend die gehöften Tüpfel sind, welche die Raschheit der Filtration ermöglichen, dürfte folgender Versuch beweisen. Aus einem mit Wasser fast gesättigten Stammstück einer Tanne liess ich einen Cylinder so auf der Drehbank herstellen, dass seine Achse von 48,5 mm Länge einem Querdurchmesser des Stammes entsprach. Die Dicke dieses Cylinders war 25,5 mm; er wurde sofort nach dem Abdrehen wieder in Wasser gelegt. Die Jahrringe standen also quer zur Achse des Cylinders, der nun einem Wasserdruk von 160 cm unterworfen wurde. In den ersten Stunden filtrirte kein Tropfen heraus, während Längsabschnitte von gleichen Dimensionen in den ersten Stunden viele Kubikeentimeter Wasser durchfiltriren lassen. Erst nach 24 Stunden fand ich 2,3 cm Filtrat.

Dieser Erfolg wird verständlich, wenn man annimmt, dass die Tüpfel es sind, durch welche das filtrirende Wasser mit grosser Geschwindigkeit hindurchgeht, während die dicken Wandstellen ihm einen ihrer Dicke entsprechenden Widerstand entgegensetzen. Da nun die Tüpfel auf den Tangentialflächen der Holzzellwände fehlen, so trifft das rechtwinkelig auf diese Flächen drückende Wasser nur auf dicke Wandstellen, die ihm den Durchgang sehr schwierig gestatten. Dieser Effekt wird nun aber noch dadurch wesentlich erhöht, dass das so filtrirende Wasser auf seinem Wege radial durch das Holz den Herbstholzlagen begegnet, deren Wände besonders dick und, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, vielleicht ohnehin für Wasser weniger durchdringbar sind. Mag dem so oder anders sein, der Versuch

<sup>1)</sup> Eine ähnliche Veränderung erfahren offenbar auch abgeschnittene und in Wasser gestellte Zweige, deren Saugung daher von Tag zu Tage geringer wird, wie ich vor 22 Jahren (Flora 1856, pag. 613) zeigte. — In der oben bereits erwähnten Untersuchung von 1868 kommt *Rauwenhoff* auch betreffs der Laubhölzer mit Gefässröhren zu dem Resultat, dass das Wasser anfangs viel rascher filtrirt als später; nach ihm ist die Filtration auch ausgiebiger, wenn sie in akropetaler, als wenn sie in basipetaler Richtung geht. —

lehrt jedenfalls soviel, dass die Filtration des Wassers in radialer Richtung durch das Holz im Vergleich zu der in der Längsrichtung äusserst gering ist; wenn nun daran vor allem die Anordnung der Tüpfel schuld ist, so wird man weiter folgern dürfen, dass die Filtration auch innerhalb einer jeden peripherischen Zellschicht, deren Zellen ja durch Tüpfel auf den Radial-

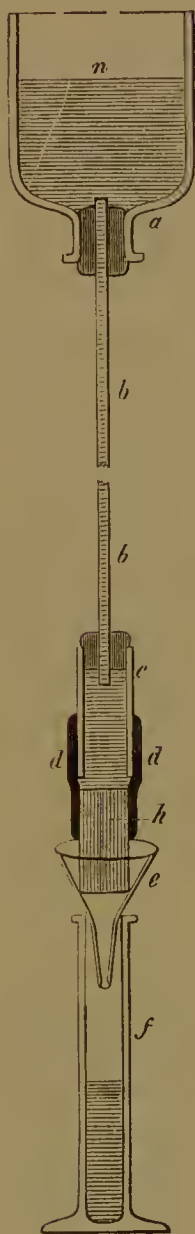


Fig. 18.

wänden verbunden sind, eine sehr begünstigte sein muss, und dies wird wieder im Frühlingsholz in höherem Grade, als im Herbstholz der Fall sein, da in letzterem die Tüpfel kleiner und wohl auch weniger zahlreich sind. Aus all' dem würde dann schliesslich folgen, dass das Wasser zwar innerhalb der peripherisch zusammenhängenden Zellschichten in tangentialer und longitudinaler Richtung sehr leicht durch Filtration alle Ungleichheiten seiner Vertheilung ausgleicht, während dagegen dem Austausch in radialer Richtung, besonders aber durch die Herbstholzschichten hindurch grosse Hindernisse entgegenstehen, so dass man wohl annehmen darf, dass die durch Filtration bewirkten Wasserbewegungen in einem Tannenstamm zunächst vorwiegend innerhalb einzelner Jahrringe im Frühjahrsholz stattfinden, dass aber die Filtrationsbewegungen in benachbarten Jahrringen von einander ziemlich unabhängig sind, indem dieselben durch die Herbstholzlagen eingedämmt werden.

Zum genaueren Verständniss des in § 3 Gesagten lasse ich nun die Beschreibung einer Reihe von Versuchen über die Filtration folgen, welche, wo es nicht anders angegeben ist, mit der Vorrichtung in Fig. 18 ausgeführt wurden. Durch den Kork *a* einer tubulirten Glasglocke *an* geht ein ca. 150 cm langes, ca. 12 mm dickes, dickwandiges Glasrohr *bb*, welches unten mittelst eines sehr gut schliessenden Korkes eine kurze weite Glasröhre *dc* trägt; über diese letztere ist ein Stück sehr dickwandigen Kautschukrohres *dh* gestülpt, in dessen unteren Theil der zur Filtration benutzte Holzeylinder (mit oder ohne Rinde) eingelassen ist; die Dichtung des Kautschuk Schlauches sowohl am Glasrohr wie am Holz ist durch Umwicklung mit Binde-

draht noch weiter gesichert. Diese ganze Vorrichtung *nh* hängt an der Wand mittelst eines gestielten eisernen Ringes, in dessen Seitenöffnung der Hals *a* so eingeschoben werden kann, dass der Ring oberhalb des Tubulus die Glocke trägt. Vor Beginn des Versuchs wird der graduirte enge Messeylinder *f* mit dem Trichter *e* so unter das Holz *h* gestellt, dass dessen Ränder den Trichter



berühren, wodurch das bei *c* aus dem Holz austropfende, durch das Holz filtrirte Wasser vor Verdunstung geschützt wird. — Endlich wird frisch destillirtes Wasser, welches sorgfältigst vor Staub gesichert war, oder auch Zinnoberemulsion, oder filtrirtes Regenwasser in das Rohr *bb* eingegossen, bis es das Niveau bei *n* erreicht; dieses liegt 160 cm über dem oberen Querschnitt des Holzes *h* und da dieser Querschnitt nur sehr klein ist im Verhältniss zum Querschnitt des Niveaus *n*, so ändert sich das letztere nur wenig, wenn auch die Filtration ziemlich rasch verläuft, so dass erst nach mehreren Stunden eine Wiedererhöhung des Niveaus bis *n* nöthig wird, um gleichen Druck von 160 cm Wasser zu erhalten. Das Holz wurde immer so eingesetzt, dass die Filtration in der akropetalen Richtung erfolgte.

Alle Versuche wurden in den Wintermonaten (Oktober bis März) gemacht; das Holz, frisch vom lebenden Stamm, war daher von vornherein schon sehr wasserreich.

Die hier aufgeführten Versuche sind aus zahlreichen, hier nicht erwähnten ausgewählt:

#### No. 1. *Taxus baccata*, Oktober 1876.

Ein cylindrisches Holzstück von 147 mm Länge und 21 mm Durchmesser, 51,9 g schwer, an den Apparat Fig. 18 gesetzt; das Wasser ist filtrirtes Regenwasser.

Es filtrirt in den ersten 3 Stunden pro Stunde	11,3	cem
in den folgenden 2 Stunden „ „	6,5	„
in den folgenden 15 Stunden im Mittel	4,3	„
„ „ „ 7 Stunden „ „	3,00	„
„ „ „ 3 „ „ „	2,8	„
„ „ „ 14 „ „ „	2,1	„

Nach dieser Zeit ist das Holz um 1,4 g durch zurückgehaltenes Wasser schwerer geworden. Dieser Versuch zeigt, wie zahlreiche andere, dass die in der Zeiteinheit durchfiltrirte Wasserquantität mit der Dauer stetig abnimmt. Dass bei dem angewandten Druck weder Mark noch Markkrone Wasser durchlässt, wurde wie hier bei den andern Hölzern durch besondere Versuche konstatirt. Ebenso ist das braune Kernholz bei der Filtration unthätig.

#### No. 2. *Taxus baccata* im November 1876.

Stammstücke 70 mm lang; Durchmesser 29 mm, des Kerns 20 mm.

Filtrat in den ersten 4 Stunden pro Stunde	16,2	cem
in den folgenden 5 Stunden „ „	10,0	„
in den folgenden 14 Stunden im Mittel	2,9	„

Es wurde nun an dem Querschnitt, wo das durchfiltrirende Wasser eintrat, eine Querschicht von ca. 0,5 mm Dicke weggeschnitten und das Holz wieder an den Apparat gesetzt. Das Filtrat betrug jetzt

in der ersten Stunde	31,5 cem
in den folgenden 3 Stunden pro Stunde	12,7 „
in der folgenden Stunde	7,5 „
in den folgenden 2 Stunden pro Stunde	6,1 „
in den folgenden 14 Stunden „ „	3,4 „

Jetzt wurde an der Eintrittsseite des Holzes nur vom Splint eine 0,5 mm dicke Querschicht abgenommen; das Filtrat betrug darauf in der ersten Stunde 22,5 cem.

Dieser Versuch zeigt, wie viele andere, dass die Abnahme des Filtrats in der Zeiteinheit ganz vorwiegend von einer Veränderung des als Eintrittsstelle dienenden Querschnitts herrührt, da die Entfernung einer sehr dünnen Schicht an dieser Seite die verminderte Filtrationsfähigkeit sofort enorm steigert; da eine solche Steigerung auch dann eintritt, wenn nur die Splintfläche erneuert wird, so folgt, dass es wesentlich nur dieser ist, durch den die Filtration stattfindet, was auch durch die Zinnoberemulsion bewiesen wird.

#### No. 3. *Abies pectinata*, 30. November—1. Dezember 1876.

Dreijähriges Stammstück sammt Rinde, 63 mm lang, Holz 17,5 mm Durchmesser; destillirtes Wasser. Die Messung des Filtrats beginnt erst, nachdem die Filtration bereits eine Stunde gedauert hatte. Erste Messung ergab für  $\frac{1}{4}$  Stunde 36 cem, also pro Stunde 144 cem, dann filtrirte das Wasser 15 Stunden ohne Messung. Darauf filtrirten pro Stunde 27 cem.

In den folgenden 23 Stunden liefen 300 cem durch, pro Stunde 13 cem (Mittel), darauf während 1 Stunde 10,4 cem.

Das Holz wurde jetzt abgenommen, die Eintrittsfläche für das Wasser war schmutzig grau, vorwiegend am Frühjahrsholz; es wurde eine 0,2 mm dicke Schicht abgetragen und das Holz wieder an das Filter gesetzt:

Filtrat in der ersten Stunde = 48 cem.

Die schmutzige Färbung des Querschnittes, wo das Wasser eintritt, rührt hier und in anderen Versuchen, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, her von einem feinen Mulm, der sich in den Oeffnungen der durchgeschnittenen Zellen angesammelt hat, in diese selbst aber kaum eingedrungen und nicht bis zu den gehöften Tüpfeln gelangt ist; das angewandte Wasser war frisch destillirt und erschien vollkommen krystallklar; dennoch enthielt es diesen feinertheilten Staub, der bei der Filtration die Zellenöffnungen verstopfte.

#### No. 4. *Abies pectinata*, 28. Dezember 1876.

Dicht übereinander wurden von demselben Stamm zwei Stücke abgeschnitten und an 2 Filtern gleichzeitig beobachtet, das eine Stück A war 46 mm lang und hatte 26,5 mm Durchmesser; destillirtes Wasser filtrirte in den ersten 10 Minuten und gab 46 cem, noch 20 Stunden später filtrirten in 10 Minuten 5,5 cem.

Durch das zweite ebenso dicke, aber nur 38 mm lange Stück, welches also etwas mehr Filtrat hätte geben müssen, wurde eine Zinnoberemulsion (vergl. § 2) ebenfalls bei 160 cm Druck filtrirt; schon in den ersten 20 Min. betrug das Filtrat nur 5 cem, das Wasser lief ganz klar durch (in drei weiteren Stunden nur 23,5 cem). In den nächsten 42 Stunden liefen noch 212 cem klares Wasser durch, also pro Stunde 5 cem.

Als jetzt das Holz aus dem Rohr genommen wurde, zeigte sich auf dem Querschnitt, durch welchen die Zinnoberemulsion bei der Filtration eingetreten war, eine sehr lehrreiche Vertheilung des Zinnobers; derselbe bedeckte die Frühlingssehichten der drei jüngeren Jahrringe als homogen rothe Schicht, dagegen waren die Herbstholzzoneen ebenso wie der ganze innerste, in Kernholz verwandelte Jahrring kaum davon gefärbt; offenbar eine Folge des Umstandes, dass das durchfiltrirende Wasser nur an den Querschnittsorten reichlich Zinnober absetzt, wo es rasch und in grosser Menge in das Gewebe eindringt, also im jüngeren Frühlingsholz; wo es dagegen langsam, vielleicht gar nicht infiltrirt, am Kern- und Herbstholz, wird auch wenig oder kein Zinnober abgelagert. Derselben Ursache ist es offenbar zuzuschreiben, dass auch der Querschnitt von Rinde und Bast farblos, nicht mit Zinnober bedeckt war; auch das Rindengewebe ist so gut wie nicht filtrationsfähig, denn wäre durch dieses eine erhebliche Wassermasse filtrirt, so hätte der darin enthaltene äusserst fein zertheilte Zinnober an der Eintrittsfläche zurückbleiben müssen, was eben nicht geschah.

Von der sattrothen Fläche der drei äusseren Jahrringe wurde nun eine circa 0,2 mm dicke Schicht mit scharfem Messer abgetragen, wobei die mit Zinnober gefüllten Holzzellen von 2—4 mm Länge natürlich nicht entfernt wurden; sie blieben mit Zinnober gefüllt, aber ihre Wandungen hatten jetzt frische, reine Querschnitte. So wurde das Holz wieder an das Filter befestigt und in dieses destillirtes Wasser 160 cm hoch gegossen. In der ersten halben Stunde liefen 11 cem durch, also in 20 Minuten 7,4 cem, nur wenig mehr, als zuerst, wo Zinnoberlösung durchfiltrirte; dies scheint zu beweisen, dass die Anfüllung der Zellenlumina und Tüpfelräume mit Zinnober es ist, was die Filtration so sehr verlangsamt; käme es auf die Querschnitte der Holzwände selbst an, so hätte jetzt nachdem diese erneuert waren, das destillirte Wasser viel rascher durchlaufen müssen, da es bei dem Stück A in den ersten 10 Minuten, also in der halben Zeit 46 cem Filtrat gab, und da eine Erneuerung des Schnittes, wenn kein Zinnober angewendet war, die ursprüngliche Filtration beinahe wieder hergestellt.

No. 5. *Abies peetinata*, 18. Dezember 1876.

Um zu sehen, in welcher Beziehung die Quantität des Filtrats in der Zeiteinheit zu der Länge des von dem Wasser zu durchlaufenden Holzes steht, wurde ein besonders schön gewachsenes Stammstück mit 4 Jahr-



ringen von 29,1 mm mittlerem Durchmesser (oben 28,7 unten 29,5 mm) und 360 mm Länge an das Filter Fig. 18 gesetzt; nachdem einige Minuten lang bei 160 cm Druck destillirtes Wasser durchgelaufen, begann der Versuch, nämlich so, dass jedesmal 10 Minuten lang bei 160 cm Wasserdruck filtrirt und dann jedesmal ein genau 60 mm langes Stück von dem Holz abgesägt wurde.

36 cm	. . . .	10,5 cm
30 „	. . . .	13,5 „
24 „	. . . .	15,8 „
18 „	. . . .	21,0 „
12 „	. . . .	27,0 „
6 „	. . . .	40,0 „

Die Filtrate sind also den Längen nicht umgekehrt proportional, vielmehr geben die Filtrate als Ordinaten auf der Längenabscisse des Holzes eine Kurve, welche der selben ihre Konvexität zukchrt; dasselbe Resultat ergab ein entsprechend angestellter Versuch mit *Taxus baccata*. Da die Filtration eine Stunde im Ganzen in Anspruch nahm, konnte sich die Querschnittsfläche, durch welche das Wasser eintrat, erheblich verändern. Wäre nämlich das Filtrat der Holzlänge umgekehrt proportional, so hätte das 6 cm lange Stück nicht 40 cm, sondern 63 cm Filtrat geben müssen.

Auch eine Reihe von Versuchen, wo das Wasser durch dasselbe Holzstück abwechselnd mit verschiedenen Druckkräften filtrirt, ergab zwar, dass offenbar die Filtration, wie ja selbstverständlich, von dem Druck direkt abhängt, aber auch hier wird das Zahlenergebniss durch die sehr rasche Veränderung der Eintrittsfläche am Holz wesentlich getrübt.

#### No. 6. *Abies peetinata*, 4. Februar 1878.

Die oben erwähnte Thatsache, dass selbst über 1 m lange Stammstücke der Tanne (und Aeste der Fichte, *Ab. excelsa*) eine auf den oberen Querschnitt aufgesetzte dünne Wasserschicht sofort einsinken lassen, während eine gleiche Wassermasse unten aus dem Frühlingsholz der Jahrringe austritt, ist nur dann zu beobachten, wenn das Holz einen gewissen nicht allzu geringen Wasserreichthum besitzt; das Merkwürdige dabei ist aber, dass das Holz keineswegs mit Wasser gesättigt zu sein braucht.

Aus der Mitte eines 2 m hohen Tannenstammes, der seit 4 Wochen frei in Luft gestanden, ohne Wasser zu saugen, wurde ein 30 cm langes Stück mit 6 Jahrringen und 4 cm dick ausgeschnitten und entrindet. Eine auf den oberen Querschnitt gesetzte Wassermasse wurde sofort eingesogen, ohne dass unten Wasser austrat; dasselbe geschah bei wiederholtem Versuch.

Das Holz wurde nun gewogen und dann in einen hohen Cylinder mit Wasser gestellt, aus dem es schwimmend weit hervorragte. In 93 Stunden sog es hier 32,2 g Wasser auf, nachdem es vorher 363,2 g gewogen und

ein Volumen von 425 ccm gehabt hatte. Das Holz war während dieser Saugung natürlich immer tiefer eingesunken, aber auch zuletzt schwamm es noch, d. h. es war noch lange nicht mit Wasser gesättigt (selbst in Wasser untersinkendes Holz enthält noch Luft, s. unten).

Nun wurde das Holz herausgenommen, abgetrocknet und als jetzt auf den oberen Querschnitt eine dünne Wasserschicht gesetzt wurde, trat unten sofort ebenso viel Wasser aus, wie oben einsank; wurde dieser Querschnitt aufwärts gekehrt, so sank das Wasser wieder in ihn ein und trat an dem nunmehr untern aus.

Demnach braucht das Holz nicht mit Wasser gesättigt zu sein, um diese Filtrationserscheinung zu zeigen; aber auch sehr wasserreiches, fast gesättigtes Holz, welches kaum noch im Stande ist, Wasser von aussen aufzusaugen, thut es.

Zahlreiche derartige Versuche führen überhaupt zu dem Resultat, dass Holz von sehr verschiedenem Wassergehalt, wenn es aufrecht gehalten wird, am unteren Querschnitt durchaus kein Wasser ausfliessen lässt, dass dies aber sofort geschieht, wenn man eine sehr dünne Wasserschicht auf den oberen Querschnitt setzt. Es handelt sich hier also nicht etwa um einen Ueberschuss von Wasser, den das Holz nicht mehr festzuhalten vermöchte; denn ein Stück Holz, welches im Stande ist, 5—10 ccm Wasser aufzusaugen, ohne es ausfliessen zu lassen, lässt doch sofort unten Wasser austreten, wenn oben einige Kubik-Millimeter aufgesetzt werden; warum wird nun dieses kleine Quantum nicht festgehalten, da doch ein viel grösseres im Holz noch Raum findet?

#### § 4. Imbibition, Hygroskopicität und Quellung der Holzzellwände.

Um hier etwaigen Irrthümern zu begegnen, wird es nicht überflüssig sein zu bemerken, dass in diesem Paragraph nicht etwa von der Wasseraufnahme und Volumenänderung von Holzstücken die Rede ist. Ein beliebig abgeschnittenes Holzstück, in Wasser gelegt, kann dieses einsaugen und dabei sein Volumen vergrössern; dasselbe, an die Luft gelegt, kann Wasser verlieren und dabei sein Volumen verkleinern. Aber Wasseraufnahme und Abgabe stehen in keinem konstanten Verhältniss zur Volumenänderung, diese lässt sich aus jener nicht beurtheilen, weil die Volumenänderung ausschliesslich von den Quellungserscheinungen der Zellwände herrührt, die Aufnahme und Abgabe des Wassers dagegen auch von den Hohlräumen der Zellen abhängt, diese können Wasser aufnehmen und abgeben, ohne dass dabei der Imbibitionszustand und das Volumen der Zellwände selbst irgendwie verändert wird; erst dann, wenn die Hohlräume der Zellen kein Wasser mehr enthalten, wird ein weiterer Wasserverlust die Imbibition der Wände und ihr Volumen vermindern und erst wenn dies eingetreten ist,

wird eine Wasseraufnahme ihr Volumen wieder vergrössern. Es wäre also ganz vergebliche Mühe, die Imbibition und Quellung der Holzzellwände aus den Volumenänderungen grösserer Holzstücke direkt erschliessen zu wollen; da die Quellung der Zellwände, nur insofern sie ihre Fläche trifft, das Volumen des grösseren Holzstückes verändert; quellen die einzelnen Wände in ihrer Dicke, so braucht das Volumen des ganzen Holzes sich gar nicht zu verändern, indem es genügt, dass durch die Verdickung der Wände die Zellenlumina verkleinert werden.

Es ist aber für die Beurtheilung der inneren Zustände des Holzes und der Bewegung des Wassers in ihm von Bedeutung zu wissen, wie sich die Wand einer Holzzelle verändert, wenn sie zwischen ihre Moleküle Wasser aufnimmt oder es abgiebt, und wie es mit der Verschiebbarkeit des Wassers in den Molekularinterstitien der Wandmasse sich verhält.

Um auf diese Fragen näher eingehen zu können, ist es aber nöthig, vorher eine richtige Vorstellung von dem Vorgang der Imbibition und Quellung zu gewinnen, und die durchaus falsche Ansicht abzulegen, als ob die Imbibition ein besonderer Fall der Kapillarität wäre und die Bewegung des imbibirten Wassers mit kapillaren Bewegungen verglichen werden könnte<sup>1)</sup>. Ich wiederhole betreffs dieses Punktes zunächst, was ich darüber bereits in der vorläufigen Mittheilung gesagt habe.

Diese Ansicht, dass die Imbibition nur ein besonderer Fall der Kapillarität sei, wurde zuerst von De Luc<sup>2)</sup> ausgesprochen, und zwar weil hygroskopische Körper, nachdem sie mit Wasser vollgesogen sind, in Alkohol gebracht, anscheinend ihren Imbibitionszustand beibehalten. Die Thatsache ist jedoch unrichtig aufgefasst. Bringt man wasserfreie quellungsfähige Körper, wie thierischen Leim, geronnenes trockenes Eiweiss, trockene Laminarienstämme u. s. w. in fast wasserfreien Alkohol (98<sup>0</sup>/<sub>0</sub>), so quellen sie darin niemals auf, nehmen an Gewicht nicht oder nur ganz unerheblich zu. Bringt man sie trocken ins Wasser, so nehmen sie sehr viel davon auf, wie die Wägung zeigt, und vergrössern ihr Volumen nahezu um das Volumen des aufgenommenen Wassers. Diese Volumenzunahme beweist, dass das Wasser nicht in präformirte Hohlräume (Kapillaren) eindringt, sondern dass es die Moleküle der Substanz auseinander drängt und zwar nur um so viel, als sein eigenes Volumen beträgt<sup>3)</sup>. Lässt man einen so vollgesogenen

1) Dass die Kapillarthorie in keiner Weise im Stande ist, die Saftbewegung im Holz zu erklären, geht schon aus Nägeli's und Schwendener's (das Mikroskop 2. Aufl. § 371) Erwägungen hervor und zwar um so schlagender, als diese Forscher die Kapillarthorie ihren Betrachtungen zu Grunde legen.

2) De Luc in Philos. Transactions 1791, p. 12. In der vorläufigen Mittheilung ist leider die Jahreszahl falsch gedruckt worden.

3) Abgesehen von der geringen Volumenminderung, die bei der mit Wärmebildung verbundenen Verdichtung eintritt und unmerkbar klein ist.



Körper wieder austrocknen, so nimmt er das frühere Volumen wieder an, die Hohlräume, welche das Wasser erzeugt und ausgefüllt hatte, verschwinden, die Moleküle legen sich wieder aneinander. Alkohol und dickes Glycerin sind nicht befähigt, die Moleküle trockener quellungsfähiger Körper auseinander zu drängen und dringen daher auch nicht in diese ein. Da nun also Hohlräume, in welche das Wasser oder Glycerin oder Alkohol ohne Weiteres eindringen könnte, in trockenen Körpern dieser Kategorie nicht vorhanden sind, so kann von einer Vergleichung dieses Vorganges mit dem kapillaren Eindringen der Flüssigkeiten in poröse Körper wohl kaum die Rede sein.

Wenn Wasser, Alkohol oder andere Flüssigkeiten in Körper eindringen, welche im trockenen Zustand wirklich kapillare Hohlräume besitzen, wie gegossener Gyps, Kreide, gebrannter Thon, so treiben sie die in den Hohlräumen enthaltene Luft vor sich her, die man ansammeln und messen kann; wenn das Wasser dagegen in einen trockenen quellbaren Körper eindringt, so wird keine Luft ausgetrieben, eben weil es in Räume eindringt, die es sich selbst erst schafft.

Werden quellbare trockene Körper, die Alkohol oder Glycerin nicht aufnehmen, erst in Wasser gelegt, bis sie völlig aufgequollen sind, und bringt man sie sodann in sehr starken Alkohol oder in Glycerin, so kann die Wirkung je nach der Natur des Körpers eine sehr verschiedene sein. Leim zieht sich energisch zusammen, indem ihm das Quellungswasser entzogen wird, ohne dass ein gleiches Volumen Alkohol oder Glycerin eindringt. Ganz anders verhält sich Laminaria; sie zieht sich in 98prozentigem Alkohol nur wenig zusammen, und wie Wägungen und Volumenbestimmungen zeigen, tritt Alkohol in die von dem Wasser verlassenen Räume. Dabei verändert sich aber der innere Zustand der Laminaria; sie war im wasserhaltigen Zustand biegsam, weich; im Alkohol wird sie hart und brüchig. Selbst dann, wenn man den statt des Wassers eingedrungenen Alkohol durch Wärme vertreibt, zieht sich die Laminaria nicht mehr auf ihr früheres Trockenvolumen zusammen; sie enthält jetzt offenbar kapillare Hohlräume, die mit Luft gefüllt sind, denn sie schwimmt auf Wasser, während die trockene Laminaria sonst sofort unter-sinkt<sup>1)</sup>. Der Alkohol hat also nicht die Fähigkeit, die Moleküle der Zellwände, wenn diese trocken sind, auseinander zu drängen; hat das Wasser sie aber auseinander gedrängt, so dringt der Alkohol in die vom Wasser eingenommenen Räume ein, weil er bei seinen Vordringen die Moleküle der Zellhäute unbeweglich macht, die Zusammenziehung hindert. Diese Erfahrungen erklären nun auch, warum der Alkohol als formenthaltendes Konservierungsmittel für Pflanzen so ausgezeichnete Dienste leistet; er tritt an die Stelle des Wassers der Zellhäute, indem er die Zusammenziehung der Moleküle derselben verhindert. Legt man ganz frische Pflanzen in Alkohol, so

1) Selbst in einer Lösung von salpetersaurem Kalk von 1,57 spec. Gewicht.

behalten sie ihr frisches, legt man welche Theile hinein, so behalten sie ihr welches Aussehen. Das innerhalb der so erstarrten Zellwände liegende Protoplasma kontrahirt sich dagegen, indem es im Alkohol erstarrt.

Besser als mit der Kapillarität poröser Körper mag die Imbibition der Zellhaut mit dem Vorgang der Auflösung eines Salzes verglichen werden. Wie das lösende Wasser von einem Krystall Moleküle abreisst und diese zwischen die eigenen aufnimmt, ebenso reisst der trockene imbibitionsfähige Körper Wassermoleküle ab und schiebt sie zwischen seine eigenen hinein<sup>1)</sup>. Beide Vorgänge bedürfen viel Zeit. Sind aber die Wassermoleküle endlich zwischen denen des quellbaren Körpers gleichmässig vertheilt, so werden sie dort eben so festgehalten, wie die im Lösungswasser vertheilten Salz-moleküle.

Die in einer imbibirten Zellhaut enthaltenen Wassermoleküle drücken offenbar ebensowenig aufeinander, wie die Salz-moleküle in einer Lösung<sup>2)</sup>; so wenig, wie die gelösten Salz-moleküle einen Krystall, ebensowenig bilden die imbibirten Wassermoleküle eine zusammenhängende Flüssigkeitsmasse, was in einem porösen kapillaren Körper allerdings der Fall ist. In einem solchen mit präformirten Kapillaren versehenen Körper hängt daher die kapillare Steighöhe von dem Gewicht der kontinuierlichen Wassersäule ab, und diese übt einen ihrer Höhe entsprechenden Druck auf die Wände. In einem imbibirten Körper kommt das Gewicht des Wassers nicht in Betracht<sup>3)</sup>. Es ist daher gleichgiltig, ob sich das imbibirte Wasser in den Zellwänden eines Baumes 20 oder 100 m hoch befindet.

Noch anschaulicher ist vielleicht der Vergleich des in einer Zellhaut oder sonst einem imbibitionsfähigen und quellbaren Körper imbibirten Wassers mit dem Zustand des Krystallwassers, von welchem ja auch Niemand annehmen wird, dass es in kapillaren Hohlräumen des Krystalls enthalten sei. Auch das Krystallwasser ist zwischen den Molekülen des Salzes in einer Form vorhanden, in welcher es nicht mehr als Flüssigkeit bezeichnet werden kann, in einer Form, welche es hindert, dass die Wassermoleküle aufeinander drücken und den hydrostatischen Gesetzen unterliegen, die für eine noch so dünne kapillare Wassersäule gelten. Wie das Imbibitionswasser kann auch

1) Und dieser Vorgang kann sich bei sehr quellungsfähigen Körpern (wie Lein-samenschleim) so steigern, dass die Moleküle selbst sich in Wasser vertheilen, ein Vorgang, den man doch unmöglich als Kapillarität deuten kann.

2) Wäre dies der Fall, so müsste der Salzgehalt des Meerwassers in grossen Tiefen grösser sein als in geringen, was durch Beobachtung widerlegt ist. — (Die in Wasser aufgelösten Salz-moleküle können als Dampf des Salzes aufgefasst werden: eben so kann man die in einem imbibirten Körper enthaltenen Wassermoleküle als Wasserdampf auffassen. Zusatz 1892.)

3) Weil, wie in voriger Anmerkung gesagt, das Imbibitionswasser als Wasserdampf zu betrachten ist, der sich zwischen die Moleküle des quellungsfähigen Körpers eingedrängt hat. Zusatz 1892.

das Krystallwasser wenigstens in manchen Fällen durch Wärme verdunsten; dann aber wird freilich die Krystallform zerstört; dies ist aber im Grunde kein Einwand, denn man hat allen Grund, anzunehmen, dass auch viele Zellhäute und Protoplasma bei völliger Austrocknung eine molekulare Veränderung erleiden, die sie unfähig macht, in normaler Weise am Leben der Pflanze sich zu betheiligen. Zwar giebt es ja viele Pflanzen, die längere Zeit lufttrocken bleiben und dann mit Befeuchtung wieder aufleben können; das ist aber ihre Besonderheit; denn andere, wie die Samen vieler Wasserpflanzen (*Trapa*, *Zizania*) und des Kaffees, vertragen nicht einmal eine kurze Austrocknung an der Luft, geschweige denn eine vollständige Wasserentziehung. Wenn letztere die Pflanzen tödtet, so kann es eben nur darauf beruhen, dass das nach der Austrocknung eindringende Wasser nicht mehr diejenige Molekularstruktur vorfindet, die vor der Austrocknung vorhanden war.

Diese Vergleichen der Imbibition und Quellung mit den Lösungsvorgängen und dem Krystallwasser (und die in den letzten Anmerkungen geäusserte Ansicht) zeigen, dass es Zustände des Wassers giebt, die kein Naturforscher als auf Kapillarität gegründet anerkennen wird, und die sich doch mit dem Zustand des Wassers in einer imbibirten Zellhaut vergleichen lassen.

Indem ich nun auf die Imbibition der Holzzellwände speziell eingehe, kommt es mir vorwiegend darauf an, zwei Fragen zu beantworten; erstens die nach der Sättigungskapazität mit Wasser und dann die Frage nach der Verschiebbarkeit des imbibirten Wassers in der Holzwand.

### A. Sättigungskapazität der Holzwand für Wasser.

Es sind früher zahlreiche Versuche in der Art gemacht worden, dass man gemessene trockene Holzstücke so lange in Wasser legte, bis die Einsaugung und Quellung aufhörte<sup>1)</sup>. Derartige Beobachtungen, so werthvoll sie für manche andere Zwecke sein mögen, geben aber, wie schon gesagt, keine Auskunft darüber, wie viel Wasser in die Holzzellwand als Quellungswasser eindringen kann; schon das Ergebniss, dass das aufgesogene Wasservolumen vielmal grösser ist als die Volumenzunahme des Holzstückes, zeigt dass der grösste Theil des Wassers nicht zur Quellung der Wände, sondern zur Ausfüllung der Hohlräume der Zellen verwendet worden ist. Auch zeigen die Zahlen von Weisbach, dass zwischen der Quellung und dem Volumen des aufgesogenen Wassers bei gleichartigem Holz kein konstantes Verhältniss besteht, was dagegen bei der Imbibition der einzelnen Wand nothwendig der Fall sein muss. So zeigt Weisbach's Tabelle z. B., dass Tannenholz das eine Mal auf 100 Gewichtstheile des trockenen Holzes 83

<sup>1)</sup> Vergl. Laves im polyt. Centralblatt von Hülse und Weinlig 1837, p. 799 und Julius Weisbach, ibidem 1845, 570, auch Sachs, Exper.-Physiologie 1865, p. 432.



Wasser aufnahm, und sein Volumen um 3,6% vermehrte, während ein anderes Stück Tannenholz 94 Wasser aufnahm und sein Volumen um 7,2 vermehrte; ähnlich war es bei Ahorn, Aspe, Birke, Eiche, Erle, Fichte. Derartige Versuche beweisen daher nichts für unsere Frage, sie beweisen aber, dass, wenn man ein trockenes Stück Holz in Wasser legt, dieses sehr reichlich in die Zellhöhlungen eindringt, was nur dann möglich ist, wenn letztere sehr verdünnte Luft enthalten, worauf ich unten zurückkomme.

Ich habe verschiedene Methoden versucht, unsere Frage experimentell zu beantworten, bin aber erst nach langem Bemühen auf einen Weg gekommen, der zum Ziele führend das überraschende Resultat liefert, dass ein Volumen Holzzellwand nur ungefähr ein halbes Volumen Wasser zu imbibiren vermag.

Um zu einem befriedigenden Ergebniss zu gelangen, ist vor allem nöthig, dass die benutzten, vorher getrockneten Holzstücke nicht mit flüssigem Wasser in Berührung kommen, da dieses, wie ich noch zeigen werde, z. Th. in kapillare Spalten eindringt, z. Th. aber in die Zellenlumina hineingepresst wird. Ausserdem müssen die Holzstücke dünn sein, damit die Aufsaugung des Wasserdampfes in kurzer Zeit vollendet wird, bevor Pilze auf dem Holze sich ansiedeln.

Um die Ergebnisse der zu beschreibenden Beobachtungen in eine physiologisch verwertbare Form zu bringen, habe ich die imbibirte Wassermasse nicht auf das Gewicht, sondern auf das Volumen der Zellhautmasse bezogen; dies ist aber nur dann möglich, wenn man das specifische Gewicht derselben kennt; in einem folgenden Paragraph werde ich zeigen, dass es zweckmässig ist, dieses so anzunehmen, dass 100 g als 64 ccm gelten.

Ich lasse einige Versuche in ausführlicher Beschreibung folgen, weil nur eine solche ganz verständlich sein dürfte.

#### No. 7. *Pinus sylvestris*, Februar u. März 1878.

In eine Schachtel von dünnstem Messingblech mit sehr gut schliessendem Deckel wurden 16 Stücke von circa 4 cm im Geviert von ausgesucht dünnen und reinen Hobelspänen gelegt; die offene Schachtel blieb im Trockenofen so lange, bis kein Gewichtsverlust mehr eintrat; vor den Wägungen wurde jedesmal der Deckel auf die noch heisse Schachtel gesetzt und dann diese hinreichend abgekühlt gewogen; dieses Verfahren hatte den Zweck, die hygroskopische, bei 100° C. getrocknete Substanz vor dem Wasserdampf der Luft zu schützen.

Das trockene Holz wog 5,685 g.

Die Hobelspäne blieben in der offenen Schachtel, welche selbst in dem mit Wasserdampf gesättigten Raum eines grossen Glaszylinders stand, dessen Boden mit Wasser bedeckt war; Temp. = 15—17° C.; es wurde oft ge-

wogen und folgende Gewichtszunahmen durch imbibirten Wasserdampf gefunden:

Gewichtszunahme:					
	nach 14 Stunden	.	.	.	0,530 g
nach weiteren 24	„	.	.	.	0,360 g
„	24	„	.	.	0,160 g
„	24	„	.	.	0,080 g
„	48	„	.	.	0,120 g
„	48	„	.	.	0,070 g
„	48	„	.	.	0,067 g
„	96	„	.	.	0,093 g
„	96	„	.	.	0,069 g
„	31 Tagen	.	.	.	0,201 g <sup>1)</sup>
<hr/>					
	in 48 Tagen	.	.	.	1,750 g

Demnach haben 5,675 g trockenes Holz aufgenommen 1,750 g Wasser  
 oder 100 g Holz aufgenommen . 30,83 g Wasser  
 64 cem Holz aufgenommen 30,83 cem Wasser  
 100 „ „ „ 48,2 „ „

#### No. 8. *Pinus sylvestris*, Februar u. März 1878.

Ganz in derselben Art wurde abgesiebtes feines Sägemehl von Kiefernholz behandelt.

In 48 Tagen haben 10,470 g trockenes Holz aufgenommen 3,447 g Wasser  
 also 100 g Holzmehl nahmen auf 32,92 g Wasser  
 oder 64 cem Holz wand „ „ 32,92 cem Wasser  
 „ 100 „ „ „ „ 51,4 „ „<sup>2)</sup>

Das bei diesen Versuchen von dem Holz aufgenommene Wasser war aus der feuchten Luft condensirt. Die Frage war nun, nimmt Holz aus der feuchten Luft so viel Wasser auf, dass es damit das Quellungsmaximum erreicht?

Wenn das hygroskopische, aus der Luft aufgenommene Wasser wirklich das Quellungsmaximum der Holzwände erzeugt, so müssen diese dabei wieder die Form und das Volumen annehmen, die sie vor dem Versuch bei völliger Durchfeuchtung hatten. Mikroskopisch ist dies nicht zu beweisen. Dagegen kann man aus dem Verhalten der beim Austrocknen erhaltenen Spalten schliessen, ob das Quellungsmaximum eingetreten ist.

1) In den letzten Tagen war keine Gewichtszunahme mehr zu bemerken.

2) Ganz in derselben Art wurde Stärke behandelt und es fand sich, dass (wenn man das spec. Gewicht der Stärke zu 1,54 annimmt) 100 cem Stärke 38,3 cem Wasser hygroskopisch aufsaugen.

Schliesst sich ein bei dem Austrocknen (bei  $100^{\circ}$  C.) entstandener und weit klaffender Radialspalt einer Holzquerscheibe durch hygroskopische Wasseraufnahme ganz vollständig, so dass der Spalt gar nicht mehr zu sehen ist, so muss das Quellungsmaximum eingetreten sein; denn das Holz befindet sich dann wieder in dem Zustand, den es besitzt, wenn es ganz mit Wasser durchtränkt ist.

Dieser Erfolg tritt nun wirklich ein und die bei dem Schliessen des Spaltes aufgenommene Wassermenge repräsentirt also das Quellungsmaximum der Wände. Es ist aber auch nicht anzunehmen, dass bis zu dieser Zeit ein Theil aufgenommenen Wassers in die Zellräume eindringe; weil gar kein Grund vorliegt, warum noch vor Eintritt des Quellungsmaximums oder auch später Wasser aus den Zellwänden in die Zellenräume austreten sollte; letzteres könnte geschehen und geschieht wirklich, wenn das Holz mit flüssigem Wasser in Berührung ist, aber nicht wenn das Wasser aus der Luft erst durch die Zellwand kondensirt werden muss.

Ich glaubte anfangs, der Versuch liesse sich auch so anstellen, dass man eine feuchte Holzseheibe ohne Riss so lange in trockener Luft hängen lässt, bis ein radialer Riss von selbst entsteht, in diesem Augenblicke wägt, dann trocknet und so bestimmt, wie viel Wasser im Augenblick des Reissens vorhanden war; denn offenbar tritt die Rissbildung erst ein, wenn alles Wasser in den Zellhöhlen verdunstet ist und das Imbibitionswasser selbst zu verdunsten beginnt; es zeigte sich jedoch, dass die Austrocknung der Wände selbst schon weit fortgeschritten sein muss, bevor der Spalt entsteht; offenbar in Folge der Zähigkeit und Kohärenz des Holzes. Ich führe daher nur einige Versuche an, wo ich umgekehrt vom trockenen, bereits mit einem Riss versehenem Holz ausging und den Riss durch Aufnahme von Wasserdampf sich schliessen liess <sup>1)</sup>.

#### No. 9. *Abies pectinata*, März 1878.

Mitten aus einem sehr wasserreichen Tannenstamm mit 8 Jahrringen wurde eine 7,5 mm dicke, 58,5 mm im Durchmesser breite Scheibe auf der Drehbank abgesehnt, so dass die Querflächen glatt waren; das Mark wurde sammt der Markkrone ausgebohrt. Die Scheibe wurde in trockene Luft gehängt, und als hinreichend Wasser verdunstet war, entstand ein radialer Spalt, der am centralen Bohrloch eng war, am Umfang weit klaffte.

Die Scheibe wurde nun bei  $100^{\circ}$  C. getrocknet und wog 7,71 g.

In diesem Zustand wurde sie auf ein nur wenig angefeuchtetes Filtrirpapier gelegt und mit Glasglocke bedeckt. Nach 13 Stunden hatte sich der

<sup>1)</sup> Derartige Versuche sind keineswegs leicht anzustellen und erfordern den Ernst und die Geschicklichkeit eines alten Experimentators; wer weiter nichts gelernt hat, als mikroskopiren, sollte überhaupt erst unter guter Leitung experimentiren lernen. Zusatz 1892.



Spalt so vollkommen geschlossen, dass man ihn gar nicht mehr erkannte. Die Scheibe wog jetzt 9,922 g, hatte also 2,212 g Wasser aufgenommen. Demnach hatten

100 g Holz aufgenommen	29,7 g Wasser
oder 64 cem Holzwand	„ 29,7 cem „
oder 100 „ „	„ 46,4 „ „

Die Scheibe wurde nun abermals aufgehängt und, als nach 1 Stunde der Spalt wieder klaffte, auf feuchtes Papier gelegt, bis er sich wieder schloss. Diesmal ergab die Rechnung, dass

100 cem Holzwand aufgenommen 44 cem Wasser.

Dies ist nahezu derselbe Werth, wie der vorige; das zur Erreichung des Quellungsmaximums nöthige Wasser ist weniger als das halbe Volumen der Zellhautmasse. Dieselbe Scheibe wurde wieder getrocknet, bis sie klaffte, und dann in feuchte Luft gehängt (Cylinder unten mit Wasserschicht); nach 7 Tagen schloss sich der Spalt und die Scheibe wog 9,770; wieder in die feuchte Luft gehängt, nahm sie jedoch später noch 0,04 g Wasser auf. Das heisst, bis zum Schliessen des Spaltes hatte sie 2,06 g, in den folgenden 8 Tagen nur noch 0,04, also nur äusserst wenig mehr aufgenommen, was beweist, dass mit dem Schliessen des Spaltes die Quellung so gnt wie beendigt ist.

Demnach hatten jetzt

100 g Holz aufgenommen	27,2 g Wasser
oder 64 cem Holzmasse	„ 27,2 cem „
oder 100 „ „	„ 42,5 „ „

Was wieder mit den obigen Werthen genügend übereinstimmt.

Die Wägungen wurden auch hier in der unter No. 7 erwähnten Messingschachtel vorgenommen.

Wie ganz anders die Sache sich gestaltet, wenn man die bei 100° C. getrocknete Holzscheibe in eine niedrige (1 cm hohe) Wasserschicht hält oder auf ganz nasses Papier legt, davon habe ich mich wiederholt überzeugt. Das Wasser dringt mit enormer Gewalt ein, in Folge der raschen, aber unregelmässigen Quellung entsteht ein Prasseln und Knistern, wie wenn man eine Schwefelstange in der Hand erwärmt; das eindringende Wasser treibt Luftblasen aus und in wenigen Minuten schliesst sich der Spalt. Das so eindringende Wasser aber steigt z. Th. in kapillaren Spalten empor, die bei dem Trocknen entstanden sind; davon überzeugt man sich leicht, wenn man die trockene, wo möglich noch warme Scheibe auf eine 2—3 mm hohe Schicht Zinnoberemulsion legt; binnen kurzem erkennt man am oberen Querschnitt der Scheibe rothe Adern, von denen aus das Wasser die ganze obere Fläche befeuchtet. Auch dringt das Wasser offenbar in die mit sehr verdünnter Luft gefüllten Zellenlumina selbst ein, denn die beschriebene Scheibe nahm

auf diese Art pro 100 cem Holzwandmasse 145 cem Wasser auf, also 3,5mal so viel, als zur Erreichung des Quellungsmaximums nöthig war.

No. 10. *Prunus domestica* (Ast), Oktober 1878.

Eine auf der Drehbank hergestellte Querscheibe von 49 mm Durchmesser und 4,5 mm Dicke. Das Mark und das ganze Kernholz mittelst eines Korkbohrers ausgebohrt; centrales Loch 15 mm weit. Lufttrocken geworden, klaffte der entstandene radiale Riss an der Peripherie 10,5 mm weit. Die Scheibe wurde bei 100° C. getrocknet (in Blechkapsel) und wog trocken 4,780 g.

In feuchte Luft gehängt, schloss sich der Spalt nach 8 Tagen; die Scheibe wog jetzt 6,332 g, hatte also 1,552 g Wasser; woraus sich berechnet:

für 100 g Holz aufgenommenes Wasser	=	32,4 g
oder 64 cem Holzwandmasse	„	„ = 32,4 cem
oder 100 „	„	„ = 50,6 „

Demnach ergaben die vier beschriebenen Versuche auf 100 cem Holzwandmasse:

<i>Pinus sylv.</i> -Späne . .	48,2	cem aufgenommenes Wasser
„ „ Sägemehl . .	51,4	„ „
<i>Abies peet.</i> . . . .	42,5	„ „
<i>Prunus dom.</i> . . . .	50,6	„ „
<hr/>		
Mittel =	48,2.	

Die Uebereinstimmung dieser Zahlen ist hinreichend für unseren Zweck sie zeigt, dass die hygroskopische Sättigung der Holzwände hinreicht, denselben das Quellungsmaximum zu ertheilen, und dass das dazu nöthige Wasser nur circa das halbe Volumen der trockenen Holzwand ausmacht.

Man kann sich von der Thatsache, dass die hygroskopische verholzte Zellwand aus feuchter Luft so viel Wasser aufnimmt, bis das Quellungsmaximum erreicht ist, auch an den schraubig gedrehten Grannen von *Erodium gruinum* überzeugen; hängt man diese ganz trocken. in feuchte Luft, so strecken sie sich nach 1—2 Tagen fast genau gerade, d. h. sie nehmen die Form an, die sie auch in Wasser liegend annehmen.

In der vorläufigen Mittheilung, wo ich die oben beschriebenen Beobachtungen noch nicht gemacht, hatte ich die Wasserkapazität der Holzwände ihrem eigenen Trockenvolumen gleich angenommen, so also, dass 100 cem Holzwand sich mit 100 cem Wasser sättigen würden; diese nur vorläufige, aber irrthümliche Annahme ist nun dahin zu berichtigen, dass ein Volumen trockener Holzwand nur ungefähr  $\frac{1}{2}$  Volumen Wasser einsaugt, um das Quellungsmaximum zu erreichen.

Daraus folgt nun aber keineswegs, dass etwa eine Holzzelle oder ein grösseres Holzstück, wenn es aus dem trockenen in den gesättigten Zu-

stand übergeht, um die Hälfte des ursprünglichen Volumens zunehmen müsse, denn die äussere Volumenzunahme einer ganzen Zelle und also auch eines grösseren Holzstückes hängt nur von der in den Richtungen der Fläche der Zellwände stattfindenden Wassereinlagerung ab; sie ist von der Einlagerung in Richtung der Dicke der Zellhaut ganz oder zumeist unabhängig. Die oben citirte Tabelle von Weisbach zeigt in der That, dass trockene, dann mit Wasser gesättigte Holzstücke ihr äusseres Volumen nur um 5—13% vermehren; da aber nach meinen obigen Bestimmungen die Volumenzunahme der Zellwand selbst circa die Hälfte ihres Trockenvolumens, also circa 50% ausmacht, so muss die Holzzellwand vorwiegend in Richtung ihrer eigenen Dicke quellen. Genauer über die Quellung in den verschiedenen Richtungen eines Holzstückes erfährt man aus der citirten Tabelle von Laves; sie zeigt, dass die äusserlich messbare Quellung in peripherischer Richtung 3—12%, in radialer 2—6%, in longitudinaler aber nur  $\frac{1}{100}$ — $\frac{7}{10}$ % beträgt. Diese Angaben beziehen sich jedoch ebenfalls nur auf die Flächenausdehnungen der einzelnen Zellwände, nicht aber auf ihre Quellung in Richtung der Dicke, da diese vorwiegend durch Verengerung der Zelllumina sich geltend machen muss.

So lange in den Hohlräumen des Holzes überhaupt noch Wasser enthalten ist, werden diese Volumenänderungen, welche durch Austrocknung und Quellung der Holzwände bewirkt sind, an der lebenden Holzpflanze kaum zur Geltung kommen; da jeder etwaige Verlust an Imbibitionswasser der Zellwände aus dem im Hohlraum enthaltenen Wasser sofort ausgeglichen werden kann. Gefährlich für die Holzpflanze wird die Sache aber dann, wenn die Hohlräume der Holzzellen gar kein flüssiges Wasser mehr enthalten und doch noch Wasser aus den Zellwänden selbst austritt; in diesem Falle müssen die Holzwände schwinden, am stärksten in peripherischer Richtung. Die bei grosser Kälte entstehenden Frostspalten der Baumstämme erklären sich so; denn das Gefrieren des Wassers im Holz wirkt wie Austrocknung (vergl. mein Lehrbuch IV. p. 703); aber auch in der Längsrichtung muss Austrocknung und Gefrieren des Holzwassers Veränderungen hervorrufen und zwar Krümmungen, wenn die Zusammenziehung auf der einen Seite der Längsachse kleiner als auf der andern ist; auf diese Art erklären sich die Bewegungen der Baumäste bei starker und wechselnder Kälte (vergl. mein Lehrbuch IV. Aufl. p. 697) und ebenso die Wirkung der sogen. Asthygrometer.

Uebrigens war der Zweck meiner Untersuchung über die Wasserkapazität der Holzzellwand ein ganz anderer; mir kam es, wie schon in der vorläufigen Mittheilung angedeutet, darauf an, aus dieser Eigenschaft zu berechnen, ob und wieviel Wasser unter Umständen in den Hohlräumen des Holzes und wie viel davon in den Wänden enthalten sei; worauf ich später zurückkomme.



## B. Die Verschiebbarkeit des Imbibitionswassers

zwischen den Molekülen der verholzten Zellwand ist das Problem, welches der Erforschung der Ursachen des aufsteigenden Saftstromes der Holzpflanzen zu Grunde liegt. Dass das Problem unrichtig aufgestellt und deshalb einer Erklärung unzugänglich gemacht wurde, indem man die mit Quellung verbundene Imbibition der Zellwände irrthümlicher Weise unter die Gesetze der Kapillarität stellte, habe ich oben bereits angedeutet. Nachdem dieser Irrthum als solcher erkannt ist, kommt es nun darauf an, auf der richtigen Basis weiter zu bauen. Da tritt aber vor allem die merkwürdige Thatsache hervor, dass die Imbibitions-Eigenschaften der Zellwände von denen anderer nicht verholzter sehr wesentlich verschieden sind. Die Holzzellwand unterscheidet sich von anderen Zellwänden dadurch, dass ihre Sättigungskapazität so gering ist; und dadurch, dass ihr Imbibitionswasser so leicht verschiebbar, leicht beweglich ist; letztere Eigenschaft ist aber gerade die werthvollste der Holzzellwand, den auf ihr beruht die Möglichkeit des aufsteigenden Wasserstroms der Landpflanzen, durch den die von den Wurzeln aufgenommenen Nahrungsstoffe den transspirirenden und assimilirenden Blättern mit merkwürdiger Geschwindigkeit zugeführt werden. Dass diese bei starker Transpiration oft 1, selbst bis 2 Meter in der Stunde betragen kann, habe ich in meinem „Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Saftstroms“ (vorige Abhandlung) gezeigt.

Hier möchte ich nur noch speziell darauf hinweisen, dass gerade in sehr stark quellbaren Zellhäuten eine solche Verschiebbarkeit des Imbibitionswassers nicht existirt und dass es eben die spezifische Eigenschaft verholzter Zellwände ist, das Imbibitionswasser zwischen ihren Molekülen in einem leicht beweglichen Zustande zu enthalten. Dass nur Holzzellen die Fähigkeit besitzen, Wasser mit namhafter Geschwindigkeit in den Molekularinterstitien ihrer verholzten Wände fortzuleiten, davon kann man sich durch einfache Beobachtungen leicht überzeugen. Während ein holziger abgeschnittener transspirirender Laubspross frisch bleibt, wenn sein unteres von Rinde entblößtes Ende in Wasser taucht, welkt er dagegen sofort, wenn man unten das Holz entfernt und dafür die Rinde in Wasser tauchen lässt. Hätten die Elemente der Rinde, vor allem die den Holzfasern sonst so ähnlichen dickwandigen, aber nicht verholzten Bastzellen und die Kollenchymzellen die Eigenschaft, das Wasser mit derselben Geschwindigkeit fortzuleiten, so müsste der Erfolg eines derartigen Versuchs ein wesentlich anderer sein. Auch das Gewebe der Moose und Flechten entbehrt einer genügenden Leitungsfähigkeit, um dieselben in einer nur einigermassen trockenen Luft saftig zu erhalten, auch wenn die unteren Theile in feuchtem Boden sich befinden; unter Verhältnissen, wo stark transspirirende holzige Pflanzen vollkommen frisch bleiben.

Sehr instruktiv sind in dieser Beziehung die Stämme von Laminarien. Stellt man einen lufttrockenen Stiel mit dem unteren Ende in Wasser, selbst so, dass das aus dem Wasser in die Luft aufragende Stück nur einige Centimeter lang ist, so quillt zwar der unmittelbar im Wasser befindliche Theil ausserordentlich auf; allein unmittelbar über dem Wasserniveau erfolgt keine Quellung, selbst nach Wochen nicht, der Stiel bleibt hart und fast trocken, selbst dann, wenn die umgebende Luft mit Wasserdampf beinahe gesättigt ist. Frische saftige Laminariestiele, ebenso behandelt, liessen ihren in Luft ragenden Theil austrocknen und nur der in Wasser tauchende untere blieb feist und wasserreich.

Das überaus quellungsfähige Gewebe der Laminaria verhält sich in dieser Hinsicht wie Stärkekleister und Traganthgummi. Bindet man ein hinreichend weites Glasrohr von circa 30—40 cm Höhe unten mit Leinwand oder Fliesspapier zu, füllt es dann mit Stärkepulver und taucht das untere Ende der Röhre in siedendes Wasser, so bildet sich sofort eine dünne Schicht Kleister, die aber jedes weitere Eindringen von Wasser hindert; man kann die Röhre 10 oder mehr Centimeter tief in dem kochenden Wasser verweilen lassen, es tritt keine weitere Kleisterbildung ein, weil die zuerst gebildete dünne Kleisterschicht wasserdicht ist und ihr eigenes Wasser keineswegs an die auf ihr liegenden Stärkekörner abgibt; lässt man das Rohr nunmehr tagelang in Wasser stehen, so dass auf die untere Kleisterschicht ein Wasserdruck von 20—30 cm einwirkt, so dringt doch kein Wasser ein; man braucht nur das Rohr umzukehren und die Stärke auszuschütten, um zu sehen, dass sie bis an die Kleisterschicht staubig trocken ist. Derselbe Versuch giebt dasselbe Resultat mit fein pulverisirtem Traganthgummi, wobei man nicht nöthig hat, heisses Wasser anzuwenden, da diese Substanz durch kaltes Wasser hinreichend quillt und der gequollene Schleim weder Wasser durchlässt, noch auch solches an die über ihm liegende staubige Masse abgibt. Es scheint, dass diese Eigenschaft stark quellender Substanzen bisher unbekannt war oder doch nicht wissenschaftlich verwerthet wurde. Aber auch die Holzzellwand kann in einen ähnlichen Zustand übergehen und ihre normalen Imbibitionseigenschaften völlig verlieren und zwar durch blosse langjährige Austrocknung an der Luft. Als ich einen aus Kiefernholz geschnittenen Cylinder von 25 cm Länge und 3 cm Dicke Monate lang unter Wasser hatte liegen lassen, schwamm er noch immer, als er frei gelassen wurde, und fast so stark, wie anfangs. Als ich ihn nun mit dem Messer zerschnitt, zeigte sich, dass eine 2—3 mm dicke äussere Holzschicht ein eigenthümlich homogenes, speckiges Aussehen angenommen hatte und allein ganz durchfeuchtet war; innerhalb dieser Schicht machte das Holz den Eindruck frischen, lufttrockenen Holzes. Die äussere, speckige wasserreiche Schicht hatte den Zutritt des Wassers zum Innern gehindert. Wahrscheinlich geht mit dem zu manchen technischen Zwecken benutzten

Holze eine ähnliche Veränderung vor; es wäre sonst kaum zu begreifen, wie in hohen Fässern und noch mehr in hölzernen Wasserleitungsröhren und hölzernen Brunnenröhren das Wasser so dicht eingeschlossen sein könnte, dass es nicht wenigstens langsam durchsickerte. Die Sache wäre auch in physiologischem Interesse einer genaueren Untersuchung werth.

Wenn sich nun also zeigt, dass gerade solche Körper, welche, wie das Laminariengewebe, der Stärkekleister, das Traganthgummi und das speckig gewordene Holz zwar grosse Massen von Wasser durch Imbibition aufnehmen, dieses aber sehr festhalten und nicht an ihre Umgebung abgeben, so tritt die Eigenschaft der normalen Holzzellwand, welche so wenig quellbar ist, dafür aber ihr Wasser in einem leicht beweglichen Zustande enthält, als besonders eigenartig hervor. Auf welche Ursachen oder molekularen Strukturverhältnisse aber diese Eigenschaft zurückzuführen ist, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Einstweilen aber betrachte ich es als einen Gewinn, erkannt zu haben, dass es ganz zwecklos wäre, das specifische Leitungsvermögen des Holzes für Wasser aus oberflächlichen Vergleichen mit beliebigen quellungsfähigen Substanzen näher erklären zu wollen.

## § 5. Die Hohlräume der Holzzellen und ihr Luftgehalt.

Eine Reihe der merkwürdigsten Erscheinungen im Leben der Holzpflanzen sowie an abgeschnittenen Holzstücken findet ihre genügende mechanische Erklärung in der Thatsache, dass die Hohlräume der Holzzellen und Gefässe nicht mit Wasser oder Saft vollständig erfüllt sind, sondern dass für gewöhnlich auch dampfhaltige Luftblasen in denselben enthalten sind, die sich je nach der Temperatur ausdehnen und zusammenziehen und ausgiebige Filtrationsbewegungen des nicht imbibirten Wassers im Holz hervorrufen; es lässt sich aber zeigen, dass auch in Folge des Wasserverbrauchs der Holzpflanzen durch Transpiration der Blätter, durch Verminderung des Wassers im Hohlraum der Holzzellen die Blasen sich ausdehnen und dass die dadurch bewirkte negative Spannung eine der wichtigsten Ursachen neuer Wasseraufnahme und neuer Anfüllung der Zellenlumina durch von aussen her aufgenommenes Wasser sein kann. Die Luftblasen im Holz spielen bei den Wasserbewegungen in den Bäumen die Rolle von Saug- und Druckpumpen und sind zugleich Regulatoren der Wasservertheilung im Holz, deren Wirkung aber nur dann verständlich wird, wenn man zwei weitere Thatsachen hinreichend beachtet, nämlich:

1. dass die durch die Volumenänderung der Luftblasen bewirkten Wasserbewegungen im Holz Filtrationsbewegungen sind und mit der Imbibition der Wände unmittelbar nichts zu thun haben, und



2. dass zu allen Zeiten, wo das Holz nicht mit Wasser gesättigt ist, die Luftblasen in ihm negative Spannung haben müssen, ja dass sie zu Zeiten nur Luft von äusserst geringer Dichte enthalten können.

Dass in frischem wie ausgetrocknetem Holz Luft in den Hohlräumen enthalten sein müsse, konnte schon seit dem 17. Jahrhundert, wo man überhaupt erst die Eigenschaften der Luft näher kennen lernte, nicht zweifelhaft sein. Das Aussprühen von Wasser aus Querschnitten von frischen Aesten, wenn sie ins Feuer gelegt werden, das anfängliche Schwimmen und spätere Untersinken ins Wasser gelegten Holzes und andere Erscheinungen konnten kaum anders gedeutet werden. Als man auch auf anatomischem Wege mit dem Bau des Holzes vertrauter wurde, konnte den Beobachtern nicht entgehen, dass an dünnen Längsschnitten desselben, wenn sie in Wasser unter das Mikroskop gebracht wurden, die Holzzellen oft mit umfangreichen Luftblasen erfüllt sind, deren Entfernung nur schwerer gelingt.

Auch wurde schon seit längerer Zeit die Luft im Holz zur Erklärung der Wasserbewegungen in diesem mehrfach benutzt. Ich erinnere zunächst an die bekannte Jamin'sche Theorie (*Comptes rendus* 1860. Bd. 50, p. 172), nach welcher das „Saftsteigen“ in den Bäumen durch die Kapillarität der Hohlräume im Holz bewirkt und durch die Luftblasen die Kapillarwirkung wesentlich unterstützt werden sollte; eine Theorie, welche von Hofmeister (*Flora* 1862, p. 97) und Anderen ganz, theilweise früher auch von mir (*Experiment. Physiologie* 1865) acceptirt wurde, die ich aber längst für eine in der Hauptsache verfehlte halte.

Mateucci (*Revue des deux mondes*. Bd. 34, 1861, p. 654 eit. bei Hofmeister l. c.) versuchte sogar das Thränen der Rebe aus der blossen Wärme-Ausdehnung der Luftblasen in ihrem Holze zu erklären, ohne zu bedenken, dass Volumen und Ausdehnung der Holzluft in gar keinem Verhältniss zu der ausfliessenden Saftmenge stehen (Hofmeister, *Flora* 1862, p. 101). — Ich hatte schon vorher (*Botan. Zeitg.* 1860. No. 29, 30) auf Grund eingehender eigener Untersuchungen und der älteren Litteratur gezeigt, dass Temperaturschwankungen den Wassergehalt des Holzes verändern und lebhafte Wasserbewegungen in den Holzpflanzen veranlassen, dass aber das Thränen und Bluten eingewurzelter Pflanzen im Frühjahr und bei beinahe konstanter Temperatur auf ganz anderen Ursachen beruhen müssen. Nur gewisse, bei starken Temperaturerhebungen eintretende Wasserausflüsse der Bäume und abgeschnittener Holzstücke, besonders im Winter, konnten auf diese Art erklärt werden. Mir blieb aber bei der citirten Arbeit verborgen, dass bei den durch Temperaturänderungen bewirkten Wasserbewegungen die Luftblasen im Holz die wichtigste Rolle spielen, und es war Hofmeister's Verdienst, bald darauf (*Flora* 1862, p. 105) zu beweisen, dass gerade die Volumenänderung der Luftblasen die wahre Erklärung der von mir studirten Erscheinungen im Holz ergeben.

Indem ich wegen der Litteratur und der Einzelheiten auf meine citirte Abhandlung verweise<sup>1)</sup>, will ich hier nur das Wesentliche der dort beschriebenen Vorgänge hervorheben. Im Winter abgeschnittene cylindrische, an beiden Querflächen glatt gemachte Ast- oder Stammstücke von *Abies excelsa*, *Rhamnus Frangula*, *Corylus Avellana*, *Betula alba*, *Quercus robur*, *Fagus silvatica*, frisch oder vorher in Wasser gelegt, wurden, wenn man sie abwechselnd in kaltes ( $0^{\circ}$ — $5^{\circ}$  C.) oder warmes ( $25^{\circ}$ — $40^{\circ}$  C.) Wasser legte und darin jedesmal  $\frac{1}{4}$  oder eine bis mehrere Stunden verweilen liess, abwechselnd schwerer und leichter; ersteres im kalten, letzteres im warmen Wasser. Tauchte man die Holzstücke in warmes Wasser so tief, dass nur ein kurzes oberes Ende in Luft ragte, so trat zuerst aus dem äusseren Jahrring, dann aus dem nächst inneren und so fortschreitend nach innen Wasser hervor, während gleichzeitig kleine Luftblasen, zumal aus den Gefässen, lebhaft, selbst mit Geräusch entwichen; wurde dasselbe Holzstück vorsichtig ebenso in kaltes Wasser getaucht, so sank das auf dem oberen Querschnitt befindliche Wasser wieder in derselben Reihenfolge in das Holz zurück, bis die Oberfläche trocken aussah. Wurde die Rinde eines solchen Holzeylinders mit einem warmen Tuch unwickelt, so quoll das Wasser aus der nach unten gehaltenen Querschnittfläche hervor, gleichgiltig, ob diese dem basalen oder dem Gipfelende angehörte; wurde das Holz darauf wieder in kalter Luft abgekühlt, so zog sich der an dem Querschnitt hängende grosse Wassertropfen wieder in das Holz, bis es trocken war; dieses Aus- und Eintreten lässt sich leicht beobachten und dauert nur wenige Minuten. Indem ich die im Holz enthaltene Wassermenge ebenso wie die Quantität des ausgequollenen Wassers bestimmte und letztere mit dem Wärmeausdehnungskoeffizienten des Wassers verglich, ergab sich auf das Bestimmteste, dass die Erscheinung nicht etwa auf eine Wärmeausdehnung des Wassers selbst zurückgeführt werden kann, da die ausquellende Menge viel zu gross ist. Die wiederholten Wägungen des bald in kaltem, bald in warmem Wasser liegenden Holzes ergaben ausserdem, dass bei jeder Abkühlung etwas mehr Wasser aufgenommen, als bei der vorhergehenden Erwärmung ausgestossen wurde, so dass das Holz im Verlauf des Versuchs immer wasserreicher wurde. Um von dem Verlauf der Erscheinung ein Bild zu geben, führe ich ein Beispiel an; eine Rothbuche Scheibe von 26 Jahrringen, 26 cm Durchmesser und 2,2 cm Dicke, wurde abwechselnd in kaltes und warmes Wasser untergetaucht und aus dem später bestimmten Trockengewicht des Holzes die jedesmal in 100 g desselben enthaltene Wassermasse berechnet.

---

1) Es ist die in dem vorliegenden Buch vorausgehende Abhandlung über die „Quellungserscheinungen an Hölzern“ gemeint.

## 100 g trockenes Holz

Zeit des Unter- tauchens	in Wasser von ° C.	enthält Wasser	Differenz
5 Stunden	0°	69,651 g	
1/4 „	24°	67,580 „	— 2,071 g
1/4 „	26°	67,580 „	
1/4 „	0°	72,899 „	+ 5,319 „
16 „	0°	75,604 „	+ 2,705 „
1/2 „	24°	72,628 „	— 2,976 „
1/2 „	24°	72,110 „	— 0,518 „
1/2 „	0°	75,475 „	+ 3,365 „
4 „	0°	77,673 „	+ 2,198 „
1/2 „	24°	74,051 „	— 3,622 „

Der erste Gewichtsverlust dieser Buchenscheibe hätte, wenn die thermische Ausdehnung des Wassers die einzige Ursache wäre, 0,2923 g betragen müssen; er betrug aber 2,071, also sieben mal so viel, und die Tabelle weist weiterhin noch viel grössere Gewichtsveränderungen auf. Nach dem von Hofmeister geltend gemachten Gedanken und meinen neueren eigenen Erfahrungen bleibt auch gar kein Zweifel, dass die rasche Austossung und Einsaugung von Wasser durch Temperaturerhöhung und Erniedrigung in weit überwiegendem Maasse den Ausdehnungen und Zusammenziehungen der wasserdampfhaltigen Luftblasen in den Holzzellen zuzuschreiben sind.

Man kann den Effekt der Temperaturänderungen auf wasser- und lufthaltiges Holz durch einen sehr einfachen und mühelosen Versuch gut demonstrieren. Zu diesem Zweck füllt man einen gewöhnlichen, langhalsigen Kochballon mit Wasser und senkt in dieses einen entrindeten, glatten Holzcyylinder einer Konifere von circa 20 cm Länge, der den Hals beinahe ausfüllt, und aufrecht so schwimmt, dass z. B. 5 cm herausragen; erwärmt man nun das Wasser bis zum Kochen, so steigt der Holzcyylinder immer mehr heraus; lässt man erkalten, so sinkt er wieder tiefer und tiefer ein. Die Verminderung des specifischen Gewichts des Holzstückes wird offenbar dadurch bewirkt, dass durch die Erwärmung die Spannung von Luft und Wasserdampf im Holz viel grösser wird als der Druck, den die Atmosphäre auf den Querschnitt des Holzes übt; der innere Gasdruck treibt daher das in den Zellen enthaltene Wasser hinaus; wird der innere Gasdruck durch Abkühlung vermindert, so treibt der Atmosphärendruck das Wasser durch den Querschnitt des Holzes wieder in die Zellen hinein; dieses wird schwerer und sinkt daher tiefer ein.

Die weitere Erfahrung, dass das Holz bei jedesmaligem Abkühlen mehr Wasser aufnimmt, als es vorher bei der Erwärmung abgegeben hat, liess mich hoffen, es werde dieses durch lange Zeit fortgesetzte Verfahren endlich



dahin führen, alle Luft aus dem Holz zu entfernen und alle Hohlräume der Zellen ganz mit Wasser zu erfüllen; es fand sich aber, dass selbst abwechselndes langes Kochen und dann Versenken des heissen Holzes in Wasser von 0° C. nicht ganz zum Ziele führte, wie ich weiter unten noch zeigen werde.

Die Luftblasen innerhalb der Holzzellen werden je nach Umständen Luft von sehr verschiedener Spannung enthalten müssen und dem entsprechend ihr Volumen verändern. Hat z. B. ein Stück abgeschnittenen Tannenholzes lange Zeit in kaltem Wasser gelegen, und so viel von diesem aufgenommen, dass nun weiter nichts mehr eindringt und ein statischer Zustand erzielt ist, so werden die Luftblasen nahezu die Spannung der gewöhnlichen atmosphärischen Luft haben; denn hätten sie eine erheblich geringere Spannung, so würde der auf den Querschnitten des Holzes lastende Atmosphärendruck das Wasser in das Holz hineindrücken, so lange bis die dadurch zusammengepressten Blasen dem äusseren Luftdruck das Gleichgewicht halten. Nimmt man nun das Holz in diesem Zustand aus dem Wasser heraus und setzt es in trockener Luft der Verdunstung aus, so entweicht das Wasser aus den Zellwänden, diese nehmen dafür eben so viel aus den Zellhöhlungen u. s. f., bis aus letzteren alles Wasser verdunstet ist, wobei die Wände jedoch noch mit Imbibitionswasser gesättigt sein können. In diesem Zustand, wo alles flüssige Wasser aus den Zellhöhlungen verschwunden ist, haben sich nun die dampfhaltigen Luftblasen so ausgedehnt, dass sie die Zellenlumina gerade ausfüllen. Man könnte nun glauben, dass in dem Maasse, wie das Wasser aus dem Holz entweicht, dafür Luft eindringt, dass also in dem angegebenen Zustande die Holzzellen mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt sind. Diese Annahme ist aber ganz unmöglich, wie sofort aus folgendem einleuchtet. Wären an einem solchen Stück Holz die Zellenlumina mit gewöhnlicher Luft erfüllt, und man legte nun das Holz wieder in Wasser von derselben Temperatur, so könnte jetzt unmöglich abermals Wasser in die Hohlräume der Holzzellen eindringen; denn die Holzluft würde jetzt dem Druck der Atmosphäre das Gleichgewicht halten und welche andere Kraft sollte im Stande sein, Wasser durch die geschlossenen Wände in die Lumina hinein zu pressen? Nun findet aber thatsächlich das Gegentheil statt; das Holz „saugt“ sofort viel Wasser auf, d. h. dieses wird durch den Luftdruck in die Hohlräume der Holzzellen hineingepresst; dies ist nur möglich, wenn die Holzluft geringere Spannung hatte als die äussere Luft. Da nun aber jedes frische<sup>1)</sup> Holzstück, in Wasser gelegt, sofort grosse

1) Dass altes lufttrockenes Holz, wie es von Schreibern u. s. w. verarbeitet wird, nur äusserst langsam sich mit Wasser sättigt, dürfte z. Th. auf der oben erwähnten Veränderung des Holzes beruhen, vielleicht aber auch darauf, dass die äussere Luft im Laufe langer Zeiten in die Zellhöhlungen hinein diffundirt, und dass Eindringen des Wassers in diese hindert.

Quantitäten davon „einsaugt“, so folgt, dass die Luft in den Holzzellen verdünnt sein muss; denn diese Einsaugung ist eben weiter nichts als die Einpressung des Wassers durch den äusseren Luftdruck so lange, bis die in den Holzzellen enthaltenen Luftblasen diesem das Gleichgewicht halten.

Somit kommt man zu dem Resultat, dass auch in den unverletzten Holzpflanzen zu den Zeiten, wo ihre Blätter stark transspiriren und in ihrem Holz nur sehr wenig Wasser enthalten, die in den geschlossenen Holzzellen enthaltene Luft eine sehr verdünnte sein muss. Und diese Einrichtung ist von grossem Nutzen, denn eben dadurch allein ist es möglich, dass, wenn die Verdunstung aufhört oder sich vermindert (Nachts und im Winter), nunmehr wieder neues Wasser in die Zellenräume hineingepresst werden kann, um als Vorrath für die Zeit stärkeren Verbrauches zu dienen; wären die von Wasser fast entleerten Hohlräume mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt, welche Kräfte sollten dann im Stande sein, das Wasser in diese hinein zu drücken? Auch kann diese Folgerung betreffs der Holzzellen nicht mehr überraschen, da wir jetzt aus v. Höhnel's und meinen Versuchen wissen, dass die Gefässe des Holzes transspirirender Pflanzen ebenfalls nur sehr verdünnte Luft enthalten. Ich habe die Sache betreffs der geschlossenen Holzzellen übrigens schon in meiner vorläufigen Mittheilung so aufgefasst, indem ich, im Anschluss an die Versuche über das rasche Aufsteigen der Lithiumlösung in die soeben geöffneten Gefässe (l. c. p. 13) bemerkte: „Es leuchtet ein, dass die entsprechenden Versuche mit Koniferenzweigen geringere „Geschwindigkeiten“ ergeben müssen. Sie enthalten nur in der Markkrone Gefässe und zwar sehr enge, deren grosser Reibungswiderstand der aufsteigenden Lithiumlösung ein beträchtliches Hinderniss entgegensetzt<sup>1)</sup>. Was die Holzzellen des sekundären Holzes betrifft, so enthalten diese in der lebenden Pflanze Luftblasen, deren Druck geringer ist, als der der Atmosphäre. Da nun die Zellwände des Holzes, wie sich oben zeigte, auch bei sehr geringem Drucke noch Wasser schnell durchlassen, so wird, wenn man einen transspirirenden Koniferenzweig unter Lithiumlösung abschneidet, diese auch in das Holz bis zu gewisser Höhe eindringen. Ferner kommen hier die oben nachgewiesenen Luftwege an der Herbstholzgrenze der Jahrringe in Betracht. Diesen Erwägungen entsprechen die Resultate, die ich mit *Pinus Culteri* (Hauptstamm), *Pinus Brutia* und *Cryptomeria japonica* (Aeste) erhielt. Die Bäume wurden aus dem Gewächshaus in das Laboratorium gestellt und denselben Bedingungen, wie die früher genannten Pflanzen ausgesetzt. In 1 Minute nach Durchschneidung unter Lithiumlösung liess sich das Metall nachweisen<sup>2)</sup>:

1) Diese Gefässe der Markkrone aber sind nach Sanio (s. unten) keine eigentlichen Gefässe, sondern geschlossene lange Zellen.

2) Die Rinde war wie bei den früheren Versuchen immer frei von Lithium.

bei *Pinus Brutia* in äusserem und mittelbarem Holz 9—10 cm hoch,  
in der Markkrone 15 cm;

bei *Cryptomeria* in Holz 5—6 cm hoch,  
in der Markkrone 6—7 cm hoch.

*Pinus Culteri* war nach der Durchschneidung 8 Minuten lang in Lithium geblieben, dieses fand sich dann 25 cm hoch über dem Schnitt im Holz.“

Höhncl bewies die Verdünnung der Luft in den Gefässen dadurch, dass er sie in Quecksilber öffnete, wobei dieses in die Gefässe hinaufgepresst wurde. Dieses Verfahren würde für die geschlossenen Holzzellen nicht zum Ziele führen. Aber es bedarf eines derartigen Beweises gar nicht, da die oben gemachten Ueberlegungen über das „Einsaugen“ von Wasser in abgeschnittene gefässlose Holzstücke einen andern Schluss gar nicht zulassen. Ausserdem werden folgende Erfahrungen weitere Belege für meine Behauptung liefern, indem sie zeigen, dass beträchtliche Quantitäten Wasser in abgeschnittene Holzstücke eindringen, ohne dass ein entsprechendes Luftvolum ausgetrieben wird <sup>1)</sup>.

#### No. 11. *Abies pectinata*, Jannar 1876.

Zum besseren Verständniss der am Holz auftretenden Erscheinungen will ich zunächst das Verhalten eines porösen Körpers von ganz anderer innerer Struktur durch einen einfachen Versuch erläutern. In Fig. 19 sei

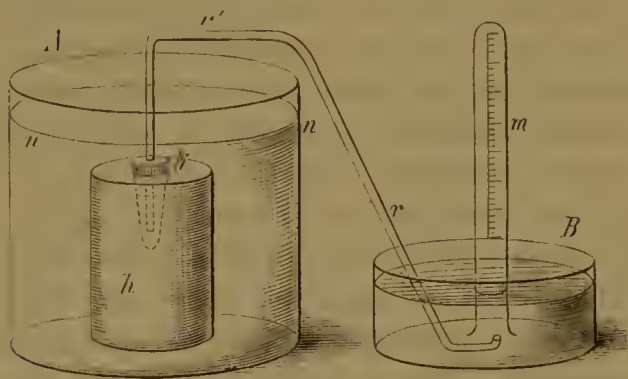


Fig. 19.

*h* ein Stück gegossenen Gypses, den man vorher hat lufttrocken werden lassen. Bei *h* ist ein konisches Loch eingebohrt und dieses mit einem Kork sorgfältig verschlossen, durch den das Rohr *r r'* eingeführt ist. Dieses Rohr geht mit dem freien Ende in das mit Wasser gefüllte Gefäss *B* unter die Oeffnung eines

kalibrierten Reagenzrohres *m*, welches anfangs mit Wasser gefüllt ist. Nachdem Alles vorgerichtet ist, wird in das Gefäss *A* Wasser bis *nn* gegossen, welches vorher auf dieselbe Temperatur gebracht ist, wie der Gyps *h*. — Indem nun das Wasser in die kapillaren Räume des trockenen

<sup>1)</sup> Diese hier folgenden Erfahrungen halte ich für solche von ganz fundamentaler Bedeutung für die richtige Auffassung der inneren Beschaffenheit des Holzes, über welche mikroskopische Beobachtungen keine Auskunft geben. Zusatz 1892.



Gypses eindringt, treibt es die in diesem enthaltene Luft vor sich her und diese kann nirgends anders entweichen, als an der einzigen nicht mit Wasser benetzten Fläche, nämlich in dem Loch bei *k*. Dort sammelt sich alle Luft, welche in den Kapillaren des Gypses enthalten war, und entweicht nun durch das Rohr *r'r'* in das kalibrierte Rohr *m*. Sobald alle Kapillaren des Gypses mit Wasser erfüllt sind, hört das Ausströmen der Luft in *m* auf und man kann nun sehen, wie viel Luft in den Kapillaren enthalten war und durch das Wasser verdrängt worden ist.

Beispielsweise nahmen bei einem solchen Versuch 100 cem trockenen Gypses auf: 36,5 cem Wasser, und stiessen dafür aus: 23,8 cem Luft<sup>1)</sup>.

Um nun zu sehen, wie sich unter gleichen Umständen das Tannenholz verhalte, wurden Versuche mit demselben Apparat angestellt; der Gyps aber durch ein vorher mehr oder minder abgetrocknetes Stück Tannenholz ersetzt. Da ist aber der Erfolg ein ganz anderer. Das Wasser dringt zwar langsam in das Holz ein, aber Luft wird nicht, oder nur in ganz minimaler Quantität ausgetrieben. Ich führe zur Vergleichung auch hier unter vielen nur ein Beispiel an. Ein walzenförmiges Stammstück von *Abies pectinata*, vorher sehr wasserreich, hatte 6 Tage lang in trockener Luft gelegen, war aber noch nicht lufttrocken geworden; es hatte 5 Jahrringe, war 89,5 mm lang und hatte einen Durchmesser von 31,5 mm; Gewicht (entrindet) betrug 54,25 g; das Holz war, wie der Gyps in Fig. 19, mit einem Loch *k* versehen und ganz so wie dort Alles eingerichtet. Als das (lufthaltige) Brunnenwasser aufgegossen war, kamen aus dem Frühlingsholz feine Luftbläschen, die aber wahrscheinlich von dem in die Wände eindringenden Wasser abgegeben wurden. Nach 23 Stunden war nur ein äusserst geringes Luftvolumen in *m*, etwa 0,1 cem vorhanden. Dafür ergab aber die Wägung, dass das Holz 7,85 cem Wasser aufgesogen hatte. Demnach war dieses Wasser in Hohlräume des Holzes eingedrungen, ohne entsprechende Luftmengen auszutreiben; dies ist aber gar nicht anders möglich, als so, dass die Luft in den Hohlräumen des Holzes vorher verdünnt war.

Aus dem Trockengewicht dieses Holzes bei 100° C. = 24,55 g und dem specifischen Gewicht der Holzzellwände ergab sich nun

1) Bei sehr zahlreichen und unter den verschiedensten Modifikationen angestellten Versuchen ergab sich konstant, dass für circa 3 Volumina eingedrungenen Wassers nur circa 2 Volumina Luft ausgetrieben wurden. Ganz ähnlich verhält es sich bei Kreide- und Ziegelstücken. Ob dies dadurch zu erklären ist, dass die Luft in den Kapillaren poröser Körper verdünnt ist, oder ob es auf anderen Ursachen beruht, wage ich noch nicht zu entscheiden. — (Ich habe diese sehr merkwürdige, bereits vor 13 Jahren publizierte Thatsache, verschiedenen Physikern mitgetheilt, denen sie unbekannt war; bestätigt sie sich, wie ich glauben darf, so würde sie auch betreffs der geognostischen Erscheinungen von grosser Bedeutung sein. Zusatz 1892.)

das Volumen der Holzwände = 16,3 ccm

das Volumen des Wassers = 37,5 ccm

beides in Summa = 53,8 ccm

und da das Volumen des ganzen Holzes = 71 ccm, so war am Ende des Versuchs noch  $71 - 53,8 = 17,2$  ccm Luft oder Hohlraum in dem Holz vorhanden.

Die Thatsache, dass die Luft in den Hohlräumen der Holzzellen ebenso wie in denen der Gefässe gewöhnlich sehr verdünnt ist, überrascht zwar im ersten Moment, ist aber im Grunde nur in so fern überraschend, als man bei genauerer Ueberlegung der obwaltenden Verhältnisse eher vermuthen müsste, dass die Hohlräume des Holzes einer unverletzten Pflanze eigentlich geradezu luftleer sein könnten<sup>1)</sup>. Wenn die aus der Cambialzone hervortretenden jungen Holzzellen ihren flüssigen Inhalt verlieren, woher kommt denn dann die Luft als Ersatz? Die Zellen sind geschlossen; Interzellularräume, die mit Spaltöffnungen kommunizieren, sind im Holz nicht vorhanden. Nun denkt man unwillkürlich daran, dass die Luftgase von der Rinde her in die Hohlräume des Holzes hineindiffundiren, oder gar, dass sie in dem von den Wurzeln aufgenommenen Wasser aufgelöst (absorbirt) mit in das Holz eingeführt werden. Für diese Annahme aber fehlt jeder strikte Beweis und die Beobachtung scheint eher dagegen zu sprechen. Lässt man wasserarmes Holz oder sonstige imbibitionsfähige Körper in lufthaltigem Wasser liegen, so bemerkt man sofort, dass bei der Einsaugung des Wassers an der Oberfläche des Körpers reichlich feinste Luftblasen abgeschieden werden, offenbar, weil das in die Häute eindringende Wasser die in ihm aufgelöste Luft abgiebt; ob das eindringende Wasser ganz luftfrei ist, bleibt dabei freilich fraglich, und da nun wirklich in den Hohlräumen des Holzes etwas Luft vorhanden ist, so mag man glauben, dass das Imbibitionswasser ein wenig Luft mitnimmt und dass diese dann in die Hohlräume diffundirt. Ich habe dieser Betrachtung hier auch nur deshalb Ausdruck gegeben, weil ich zeigen wollte, dass es schwieriger ist, zu erklären, warum überhaupt Luft in den Hohlräumen der Zellen ist, als zu erklären, warum diese verdünnte Luft enthalten. Aber vielleicht ist in dieser Hinsicht nicht ganz ohne Bedeutung, dass auch im frischen, gesunden Holz äusserst enge Luftwege vorhanden zu sein scheinen, die anatomisch zwar bis jetzt nicht nachgewiesen sind, sich aber doch experimentell aufweisen lassen. In meiner vorläufigen Mittheilung machte ich bereits darauf aufmerksam:

„Befestigt man einen circa 3—4 cm langen Holzcyylinder vom lebenden Stamm mittelst eines dicken Kautschukschlauches an dem einen Schenkel eines U-förmigen Rohrs und giesst man in den anderen Quecksilber, so dass

<sup>1)</sup> Dass dies wirklich der Fall ist, habe ich durch neuere Untersuchungen konstatirt. Zusatz 1892.

der auf der Luft im vorigen Schenkel lastende Ueberdruck 15—20 em beträgt, und taucht man dann das Ganze unter Wasser, so sieht man aus jeder Grenzlinie zwischen Herbst- und Frühlingsholz einen Kreis feinsten Luftblasen ausströmen, die so lange stromweise hervorsprühen, als der Druck hinreichend gross ist; aus der breiten Lage des Frühlingsholzes kommt dagegen keine Luft. Ob diese äusserst feinen Bläschen aus den letzten Herbstholzzellen oder aus den ersten Frühlingszellen kommen, ist nicht deutlich zu sehen, doch glaube ich, dass Ersteres der Fall ist. Gewöhnlich kommt auch aus den Gefässen der Markkrone ein Blasenstrom. Dieser Versuch wurde mit sehr wasserreichem Holz der Tanne im Januar, und von *Pinus laricio*, *P. Brutia* und *P. pinsapo* im Februar gemacht. Dasselbe Resultat giebt aber auch lufttrockenes Tannenholz. Ist dieses dagegen mit Wasser künstlich überladen, durch langes Stehen des unteren Endes im Wasser, dann ist selbst bei sehr hohem Druck keine Luft durch das Holz zu pressen. Es wird Aufgabe weiterer anatomischer Untersuchungen sein, diejenigen Elemente des Koniferenholzes aufzusuchen, welche für Luft gangbar sind.“

Herr Dr. Sanio, der mich nach Zusendung meiner vorläufigen Mittheilung mit einem Briefe vom 26. März 1877 erfreute, ist betreffs der dort erwähnten Luftwege allerdings anderer Meinung. Er schrieb mir u. A.: „dass bei der Kiefer, ausser den Harzgängen, nichts vorkommt, was zu einer Annahme von besonderen Luftwegen Veranlassung geben könnte. Die Scheidewände der Hoftüpfel sehe er bis zum Herbstringe selbst hin vorhanden und gelte also für sämmtliche Holzzellen die Valentin'sche Entdeckung. Indes sei meine Beobachtung auch auf andere Weise zu erklären. Zunächst müsse er bemerken, dass gar nicht einzusehen sei, weshalb offene Kanäle nothwendig seien, um durch Druck Luft durchzupressen, da die Scheidewände der Hoftüpfel selbst, wenn sie Wasser hindurchlassen, ebenso auch Luft hindurchlassen müssen. Es müssten also, wenn das Holz lufthaltig wäre, auf der ganzen Schnittfläche Luftblasen hervortreten, sobald ein hinreichender Druck angewendet wird“. Auf eine von mir brieflich gemachte Einwendung, die, wenn ich mich recht erinnere, darauf hinauslief, dass die Molekularporen der Häute eben mit Wasser gefüllt sind und wenn dieses entfernt sei, keine Molekularporen für Luftdurchtritt mehr da seien, erhielt ich (vom 30. März 1877) die Entgegnung: „Für trockene Häute gebe ich Ihren Schluss unbedingt zu, anders verhält es sich aber wohl, wenn die Membranen aufgeweicht sind. Es dürfte dann doch wohl ein hinreichend starker Druck im Stande sein, die Adhäsion zwischen den Molekülen der Haut und des Wassers zu überwinden. Ich bemerke, dass beim Koehen durch thierische Haut sowohl Wassergas, als auch Luft hindurchgeht, da nach der Abkühlung die Haut konkav wird.“<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Es folgt noch die Bemerkung, dass die sogen. Gefässe der Markkrone im Koniferenholz keine eigentlichen Gefässe sind, sondern sehr spitzig geschlossene Zellen.



Wenn durch diese Betrachtungen die Frage auch nicht entschieden wird, so wird sie doch dadurch noch weiter beleuchtet. Ich für meinen Theil halte mich allerdings an das Ergebniss des oben beschriebenen Versuchs und der sonstigen experimentellen Erfahrungen, wenn ich auch nicht im Stande bin, dieselben in allen Einzelheiten anatomisch und physikalisch zu erklären.

## § 7. Das specifische Gewicht und Volumen der Holzzellwand.

Die erste Berechnung zu dem Zweck, Einsicht in die Volumenverhältnisse von fester Substanz, Wasser und Luft im Holz zu gewinnen, scheint die von Hofmeister (Flora 1862 p. 105) angestellte zu sein. Sie ist aber nur ganz gelegentlich und auf sehr unsichere Daten hin durchgeführt. Hofmeister führt an, Kopp habe das specifische Gewicht der Wandsubstanz der Holzzellen zu 1,3 angenommen, er selbst glaubt aber, dass es höher, wenigstens 1,45 sei. Es ist mir leider nicht gelungen, die von Hofmeister nicht genannte Quelle für Kopp's Angabe aufzufinden; dagegen giebt es andere Angaben, welche bis 1,55 steigen.

Als es mir in Verfolg meiner Untersuchung immer klarer wurde, dass eine richtige Beurtheilung der inneren Zustände des Holzes eines lebenden Baumes in verschiedenen Vegetationsperioden nur dann möglich sei, wenn man das Volumenverhältniss der festen Holzmasse zum Wasser und den Hohlräumen berechnen kann und dass dazu eine genauere Kenntniss des specifischen Gewichtes der Holzzellwand unentbehrlich ist, unternahm ich es selbst, dieses auf verschiedene Weise festzustellen. In meiner vorläufigen Mittheilung von 1877 gab ich darauf hin das specifische Gewicht zu 1,55 an und zeigte an einigen Beispielen, wie dasselbe zu oben genannter Berechnung benutzt werden kann.

Die sehr grosse Schwierigkeit, der man bei diesen Untersuchungen begegnet, liegt in der Hartnäckigkeit, womit die Luft in den geschlossenen Holzzellen festgehalten wird<sup>1)</sup>, wenn man, was aus anderen Gründen durchaus nöthig ist, grössere Holzstücke zu den Wägungen benutzt.

### No. 12. *Pinus pumilio*, Januar 1876.

Es wurde hier versucht, die Hohlräume des Holzes wo möglich ganz mit Wasser zu füllen und dann aus Messungen und Wägungen das specifische Gewicht zu finden.

Ein aus 8 Jahrringen bestehendes, von Rinde und Bast sorgfältig gereinigtes cylindrisches Aststück, an den Querflächen glatt geschnitten, wurde

<sup>1)</sup> Oder besser gesagt, wie schwierig es ist, die Hohlräume der Holzzellen mit Flüssigkeit auszufüllen. Zusatz 1892.

an ein Filter (Fig. 18) befestigt und 48 Stunden lang Wasser durch dasselbe filtrirt; als es abgenommen und in Wasser gelegt wurde, sank es rasch unter.

Das frische Holz war 127 mm lang, der Durchmesser des Cylinders unten 14,5 mm, oben 14,2 mm. Das Volumen des Holzes nach der Filtration war nach Berechnung aus den Dimensionen = 21 cem, durch Eintauchen in Masseylinder = 21,5 cem.

Gewicht des untersinkenden Holzes 25,07 g. Nach dem Trocknen bei 100° C. bis zum Aufhören des Gewichtsverlustes wog es = 10,537 g.

Nach dem Trocknen durch Eintauchen unter Quecksilber bestimmt, war das Volumen = 19,35 cem. Die Verminderung des Volumens betrug also 2,15 cem, bei einem Wasserverlust von 14,533 cem, woraus erhellt, dass ein grosser Theil Wassers in den Zellräumen enthalten war. Nimmt man nun, was nicht erwiesen ist, an, dass in den Holzzellen keine Luft mehr enthalten war, so ergiebt sich:

100 cem nasses (luftfreies?) Holz enthalten

46 „ Wasser, folglich

33 cem Raum,

welcher von Holzwänden eingenommen ist. Diese 33 cem Holzmasse wiegen aber trocken 49 g, folglich 1 cem wiegt 1,5 g.

Dieses specifische Gewicht ist aber, wie weitere Beobachtungen zeigen, noch zu niedrig, offenbar war nämlich die Luft aus den Hohlräumen nicht ganz verdrängt, demnach das Volumen des Wassers zu gering, das der Wände zu gross und in Folge dessen das specifische Gewicht zu klein gefunden. Zudem lag ein Fehler darin, dass bei diesem ersten Versuch versäumt wurde, das allerdings sehr dünne Mark auszubohren.

#### No. 13. *Abies peetinata*, Januar 1877.

Eine nach derselben Methode durchgeführte Bestimmung an einem cylindrischen Stammstück von *Abies peetinata*, wo Mark und Markkrone ausgebohrt waren, ergab sogar nur 1,4 spec. Gewicht.

#### No. 14. *Abies peetinata*, Januar 1877.

Da die Holzzellen der Edeltanne 3—4 mm lang sind, so wird eine Querscheibe von 3 mm Dicke offenbar zumist geöffnete Zellen enthalten müssen, von denen zu erwarten ist, dass ihre Luftblasen durch Koehen in Wasser entfernt werden können; auf diese Erwägung gründet sich folgender Versuch:

Von einem 7 jährigen Stammstück, welches seit 8 Tagen in Wasser gestanden, wurden in diesem Zustande auf der Drehbank Querscheiben glatt abgeschnitten; diese waren nahezu 3 mm dick bei einem Durchmesser von circa 45 mm. Diese Scheiben sanken in Wasser sofort unter; mittelst

eines Korkbohrers wurde das Mark und der innerste Jahrring glatt ausgebohrt. Eine der Scheiben wurde nun 2 Stunden lang in Wasser gekocht, wobei nur anfangs aus den Herbstringen einige Bläschen austraten. Nach dem Kochen wurde das Gefäss sammt der Scheibe vor das Fenster gestellt, um abzukühlen; nach 21 Stunden war das Wasser auf  $15^{\circ}$  C. erkaltet. Die Scheibe wurde mit alter feuchter Leinwand abgetrocknet, dann in Luft und darauf in Wasser von  $5^{\circ}$  C. gewogen.

Gewicht in Luft = 5,725 g

„ „ Wasser = 0,590 „

also äusseres Volumen der Scheibe = 5,135 ccm.

Die Holzscheibe wurde nun erst 7 Tage lang über Schwefelsäure getrocknet und dann bei  $100^{\circ}$  C. bis zum Aufhören des Gewichtsverlustes.

Gewicht der trockenen Scheibe = 1,757 g.

Demnach waren in dem Volumen = 5,135 ccm der Scheibe

enthalten Wasser . . . = 3,968 „

also das Volumen der Holzwände = 1,167 ccm.

Wenn man annimmt, dass die Scheibe nur aus Holz und Wasser bestand und keine Lufträume enthielt:

Gewicht der Holzwände =  $\frac{1,757}{1,167} = 1,505$  = spec. Gewicht der Holzwände.

Ein ebenso durchgeführter Versuch mit Pappelholz ergab als spec. Gewicht 1,488.

#### No. 15. *Abies peetinata*, Januar 1878.

Von der bekannten Thatsache ausgehend, dass die in feinen Inter-cellularräumen, in Pilzgewebe und sonst schwer zu entfernende Luft an mikroskopischen Präparaten durch Alkohol leicht entfernt werden kann, da er vermöge seiner grossen Absorptionsfähigkeit für die Luftgase diese rasch aufsaugt, glaubte ich, dass der Alkohol auch die in grösseren Holzstücken enthaltenen Luftblasen verdrängen und dann die Hohlräume der Zellen ganz anfüllen werde. Auf diese Erwägung gründet sich folgender Versuch:

Von einem lebenden Tannenstamm wurde ein 10 cm langer Cylinder abgeschnitten, die Flächen geglättet, sorgfältig entrindet, Mark und erster Jahrring ausgebohrt. Das Holz war sehr wasserreich und wurde in diesem Zustand in 1200 ccm Alkohol von 95% in ein wohl verkorktes Gefäss gelegt; in 32 Tagen wurde der Alkohol 2mal erneuert. Zur Bestimmung des äusseren Volumens des Holzcyinders wurde dieser erst in Luft, dann in demselben Alkohol gewogen, in welchem er zuletzt gelegen, und das spec. Gewicht dieses Alkohols bestimmt.



Gewicht des mit Alkohol erfüllten Holzes in Luft	= 46,60 g
„ in Alkohol . . . . .	= 8,67 „
Gewichtsverlust im Alkohol . . . . .	= 37,93 g

Da 1 ccm Alkohol = 0,836 g. so ist das äussere Volumen des Holzstückes = 45,37 ccm.

Gewicht des Holzes mit Alkohol . . . . .	= 46,600 g
„ des bei 100° C. getrockneten Holzes	= 19,215 „
Gewicht des Alkohols in Holz . . . . .	= 27,385 g
Volumen des Alkohols in Holz . . . . .	= 32,750 ccm

Demnach:

Äusseres Volumen des Holzes	= 45,37 ccm
Volumen des Alkohols . . . . .	= 32,75 „
Volumen der Holzwände . . . . .	= 12,62 ccm
Gewicht der Holzwände	19,215
Volumen der Holzwände	12,62
	= 1,523

1 ccm Holzwand wiegt also 1,523 g.

Die nicht zu vermeidende Ungenauigkeit derartiger Versuche liegt darin, dass bei dem Wägen des mit Alkohol gesättigten Holzes in Luft ein gewisses Quantum des Alkohols verdunstet; freilich ist der Fehler nicht gross, da die Wägung nur etwa 20—30 Sekunden dauert und so vorgenommen wird, dass die das Holz umgebende Luft Alkoholdämpfe enthält.

#### No. 15. Specifisches Gewicht der Holzwände in Salzlösungen bestimmt.

Die vorausgehenden Bestimmungen sind nicht frei von dem Verdacht, dass sie zu niedrige specifische Gewichte ergeben haben, weil keine Sicherheit besteht, ob die Holzstücke ganz frei von Luftblasen waren. Dieser Unsicherheit hoffte ich nun dadurch zu entgehen, dass ich statt der Cylinder und Scheiben von Holz sehr dünne Querlamellen von 0,1—0,2 mm Dicke benutzte, die offenbar gar keine ganzen Holzzellen mehr enthalten konnten. In diesem Falle konnte aber von der Bestimmung des äusseren Volumens durch Wägungen oder im Maasscylinder keine Rede sein. Es blieb der Ausweg, zu versuchen, ob diese dünnen Querlamellen in Salzlösungen von mehr als 1,5 spec. Gewicht noch untersinken würden. Da das specifische Gewicht dieser selbst durch das Aracometer bei mittlerer Temperatur von 14° R. zu bestimmen war, so mussten Salze gewählt werden, welche bei dieser Temperatur so konzentriert darzustellen sind, dass ihr spec. Gewicht über 1,5 geht, ohne dass sie dabei ihrem Sättigungspunkt schon sehr nahe sind. Dies muss nämlich deshalb vermieden werden, weil eine der Sättigung nahe Lösung durch das Einbringen des Holzes zur Bildung von Krystallen des gelösten

Salzes Veranlassung geben könnte; setzen sich diese aber an die feinen Holzlamellen, so stören sie das Resultat.

Ich fand nun Salze von der gewünschten Eigenschaft in dem salpetersauren Kalk und dem salpetersauren Zink. Davon wurden zunächst Lösungen hergestellt, welche ungefähr 1,5 spec. Gewicht hatten, in diese wurden die auf der Drehbank am sehr nassen Holze hergestellten Querlamellen von 0,1—0,2 mm Dicke gelegt; anfangs schwammen sie auf der Lösung, offenbar in Folge ihres Wassergehaltes. Längere Zeit hindurch in der auf etwa 100° C. erhitzten Lösung liegend, begannen sie dann unterzusinken. Bei dem Erhitzen verloren die Lösungen noch Wasser und wurden schwerer. Auch Stücke von 3 mm dicken Querscheiben wurden mit in die Lösungen gesetzt, die nach dem Untersinken aller oder der meisten Holzlamellen sammt diesen in hohe Cylindergläser ausgefüllt wurden. In diesen wohl verstopft, blieben nun die Flüssigkeiten sammt dem Holz über 20 Monate lang und zu verschiedenen Zeiten wurde mit dem Araeometer das spec. Gewicht der Lösungen bestimmt. Das Ergebniss ist nun nach 20 Monaten dasselbe, wie nach dem Erkalten der Lösungen, nämlich folgendes: *Prunus cerasifera*, dünne Querlamellen in Lösung von salpetersaurem Kalk von 1,54 spec. Gewicht liegen am Boden des Gefässes; wird dieses umgekehrt und wieder hingestellt, so sinken die Holzlamellen in 1—2 Minuten um circa 20 cm abwärts; nur eine, die dickste (?), braucht dazu 15 Minuten.

*Populus dilatata* in gleicher Lösung verhält sich ebenso; die 3 mm dicken Scheiben aber schwimmen oben, jedoch so, dass sie von einer Flüssigkeitsschicht bedeckt sind; offenbar enthalten sie noch etwas Luft in den Zellen, da die dünnen Lamellen alle am Boden liegen.

*Abies pectinata* in Lösung des salpetersauren Zinks von 1,56 spec. Gewicht; alle dünnen Lamellen untergesunken; nach dem Aufschwimmen derselben durch Umkehrung des Gefässes sinken sie in 15—20 Minuten circa 20 cm tief hinab.

*Abies pectinata* in Lösung des salpetersauren Kalkes von 1,56 spec. Gewicht verhält sich ebenso; zwei 3 mm dicke Scheiben steigen jedesmal zur Oberfläche empor, ohne doch über diese emporzuragen.

Ich ziehe aus diesen Thatsachen den Schluss, dass die Substanz der Holzzellwände ein spec. Gewicht besitzt, welches nahezu 1,56 beträgt, oder vielleicht ein wenig grösser ist.

In Franz Schulze's Lehrbuch der Chemie für Landw. II. 1860, p. 9, findet sich die Angabe, das specifische Gewicht der Cellulose werde gewöhnlich 1,525 gesetzt; er selbst habe 1,55 (wie ? ist nicht gesagt) beobachtet. Flückiger (Lehrbuch der Pharmakognosie 1867, p. 711) sagt, das specifische Gewicht der Marantastücke habe er zu 1,565 gefunden und in Chloroform von 1,507 sinke die trockene Stärke dauernd unter; ganz entwässerte Kartoffelstärke soll 1,633 spec. Gewicht haben.

Ich fand endlich, dass sehr fein abgesiebte Sägespäne von *Pinus sylvestris*, die nur aus Bruchstücken von Zellwänden bestehen, bei 100° C. getrocknet, auf Chloroform von 1,5 spec. Gewicht anfangs schwimmen, nach Monaten aber untersinken. Da das specifische Gewicht der Stärke von dem der Holzwand jedenfalls nur wenig verschieden ist, so kann auch der geringe Stärkegehalt der von mir benützten Hölzer nicht erheblich störend auf die Bestimmung ihres spec. Gewichts eingewirkt haben.

Nach alledem ist es wohl wahrscheinlich, dass meine frühere Annahme, dass 1 ccm Holzwand 1,55 g wiege, eher etwas zu klein war und mit mehr Wahrscheinlichkeit auf 1,56 anzunehmen sei: demnach sind

$$100 \text{ ccm Holzwand} = 156 \text{ g und}$$

$$100 \text{ g} \quad \quad \quad \text{,,} \quad = 64,1 \text{ ccm.}$$

Für die Berechnung der inneren Volumenverhältnisse des Holzes wird daher, wie schon oben § 3 angenommen wurde, genügen, 100 g Holzzellwand = 64 ccm anzunehmen.

Zunächst gewährt die Kenntniss des specifischen Gewichts des Holzes die Möglichkeit, uns durch Rechnung eine Vorstellung von der Flächenausdehnung der Holzwände in einem Stück Holz zu machen. Für ein frisches Stück Tannenstamm fand ich im Winter, dass 100 ccm desselben nahezu 25 ccm Wandmasse enthielten; nimmt man nun die Dicke einer imbibirten Wand zu 0,0025 mm an<sup>1)</sup>, so ergibt sich, dass die Holzwände von 100 ccm frischen Tannenholzes flach ausgebreitet den Flächenraum von 10 qm einnehmen würden.

Ebenso möchte ich noch an einem Beispiel zeigen, wie man mit Hilfe des specifischen Gewichts die Volumenverhältnisse von Holzmasse, Wasser und Lufträumen in einem gegebenen Stück Holz aus dessen äusserem Volumen Frischgewicht und Trockengewicht berechnen kann.

Von einem lebenden Tannenstamm wurde am 2. Januar 1877 ein cylindrisches, aus 5 Jahrringen bestehendes Stück Holz entnommen, welches 105 mm lang und 33 mm dick war; aus diesen Dimensionen ergab sich das Volumen zu 89,8 ccm, durch Untertauchen in Quecksilber zu 90 ccm.

Dass das sichtlich wasserreiche Holz noch Luft enthielt, war ohne weiteres klar, da es in Wasser schwamm, doch ragte es nur wenig vor.

$$\text{Gewicht des frischen Holzes} = 87,60 \text{ g}$$

$$\text{,,} \quad \text{,,} \quad \text{trockenen} \quad \text{,,} \quad = 34,83 \text{ ,,}$$

---


$$\text{Wasser im frischen Holz} = 52,77 \text{ g}$$

Aus dem Trockengewicht des Holzes findet man  $\frac{34,83}{1,56} = 22,33 \text{ ccm}$  als Rauminhalt der Holzzellwände.

<sup>1)</sup> Mein Assistent, Herr Weber, der für mich die hierzu nöthigen Messungen machte, fand im Mittel für alle Holzzellen einer Radialreihe 0,005 als die Dicke einer



Aus diesen Daten berechnet sich, dass 100 cem frischen Holzes bestanden aus:

24,81	cem	Wandmasse (trocken gedacht),
58,63	„	Wasser (in Zellräumen und imbibirt),
16,56	„	Lufträume.

Da Interzellularräume und Gefässröhren im Tannenholz nicht existiren, so waren also die 16,56% Lufträume in den Holzzellen selbst enthalten. Da nach § 3 die Holzwände nur circa ihr halbes Volumen Wasser durch Imbibition aufnehmen, so enthielten sie nur 12,4 cem Wasser, das übrige Wasser, nämlich 46,23 cem, musste in den Zellhöhlungen enthalten sein. Der Raum der Zellhöhlungen berechnet sich sonach auf

$$\begin{aligned} & 16,56 \text{ cem Luftraum,} \\ & + 46,23 \text{ „ Wasserraum,} \\ & = 62,79 \text{ cem Hohlraum überhaupt.} \end{aligned}$$

Der Raum der imbibirten Zellwände auf:

$$\begin{aligned} & 24,81 \text{ cem trockene Wandmasse,} \\ & + 12,4 \text{ „ Imbibitionswasser,} \\ & = 37,21 \text{ cem imbibirte Holzwände.} \end{aligned}$$

Der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum verhält sich also in diesem Falle zu dem von dem Wasser und der Luft eingenommenen Hohlraum wie 1 : 1,68; oder der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum ist wenig grösser als  $\frac{1}{3}$  des gesammten Holzvolumens.

Es wäre nun eine der lohnendsten Aufgaben, zu untersuchen, wie sich diese Verhältnisse im Holz der lebenden Bäume zu verschiedenen Jahreszeiten, besonders zur Zeit des grössten und geringsten Wasserreichthums, ferner in der Nacht und am Tage gestalten, da man auf diese Art ein Urtheil über die Volumen- und Spannungsänderungen der Luft und des Wasserdampfes in den Zellräumen gewinnen und aus diesen die Filtrationsbewegungen des Wassers im Holz beurtheilen könnte. Leider sind die sonst so verdienstlichen Beobachtungen Gelesnow's (*Mélanges biologiques*, Acad. imp. St. Pétersbourg. T. IX 1872) zu diesem Zweck nicht zu benutzen, da die Volumina der von ihm untersuchten Baumtheile nicht das Holz allein, sondern dieses sammt der Rinde angeben; ich hatte dies in meiner vorläufigen Mittheilung übersehen, weshalb die auf Gelesnow's Zahlen gegründete Berechnung daselbst p. 10 betreffs der Lufträume ungiltig ist. Da in Folge der Verlegung des hiesigen botanischen Gartens das gesammte frühere Arboretum desselben zerstört und gegenwärtig nur durch ganz junge

---

Wand zwischen zwei Zellräumen. davon ist oben die einem Zellraum entsprechende Hälfte genommen.

Bäumchen vertreten ist, so fehlt es mir für die nächste Zukunft an Material, meine Untersuchungen in dieser Richtung weiter zu führen.

Würzburg, im Januar 1879.

### Nachträgliche Bemerkung 1892.

Eine kurze, die Hauptpunkte zusammenfassende Darstellung findet man in meinem Werk „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ (1882 und 1887). Der grösste Theil der neueren Polemik über die Mechanik des Transspira-tionsstromes fällt als absolut überflüssig weg, wenn man immer im Auge behält, dass das gefässfreie Koniferenholz den einfachen und typischen Fall für das zu lösende Problem darstellt; deshalb habe ich meine Untersuchungen an *Abies peetinata* gemacht.

Uebrigens ist diese Abhandlung keine abschliessende Theorie der Mechanik des „Transspira-tionsstromes“ der Holzpflanzen, sondern eben das, was die Ueberschrift besagt, eine Untersuchung „Ueber die Porosität des Holzes“, die ja wohl an sich als solche ihren realen Werth hat. Ganz un-abhängig von letzterem ist der von mir gezogene Schluss, dass das in den Holzzellwänden (überhaupt das in den verschiedensten Zellwänden) imbibirte Wasser bei der Transspiration in Bewegung ist.

---





FÜNFTE ABTHEILUNG.

---

ÜBER DAS

VERHALTEN DER BAUSTOFFE

BEI DEM

WACHSTHUM DER PFLANZENORGANE.

---

## Vorbemerkung zur fünften Abtheilung.

---

Die hier folgenden Abhandlungen wurden in den Jahren 1859 bis 1863 veröffentlicht und das Beobachtungs-Material für die beiden ersten wurde sogar schon 1857 und 1858 gewonnen. Beobachtung und Bearbeitung fällt also in eine mehr als 30 Jahre zurückliegende Zeit, wo die betreffenden wissenschaftlichen Fragen noch kaum aufgeworfen, und noch weniger geklärt waren, woraus sich eine gewisse Unvollkommenheit und Magerkeit der Behandlung von selbst erklärt, besonders wenn man beachtet, dass damals die mikrochemischen Methoden noch sehr wenig ausgebildet waren. Diese Abhandlungen haben also vielleicht mehr einen historischen als aktuellen Werth, indem die darin festgestellten Thatsachen vielfach zu weiteren ähnlichen Untersuchungen Anlass gegeben haben.

Die von mir angewendeten mikrochemischen Methoden habe ich wiederholt, besonders in „Flora“ 1862, p. 33, beschrieben.

Damit der Leser den Standpunkt zu einer gerechten Beurtheilung finde, möchte ich nur darauf hinweisen, dass es mir bei den Keimungsgeschichten darauf ankam, die Wanderungen, chemischen Veränderungen und den schliesslichen Verbrauch der Reservestoffe bei dem Wachsthum der Organe kennen zu lernen und übersichtlich darzustellen, soweit es eben die damals bekannten mikrochemischen Methoden erlauben; in diesem Sinne habe ich die Resultate bereits in meiner Experimental-Physiologie 1865, in den vier Auflagen meines Lehrbuchs und in den „Vorlesungen“ verwerthet.

Jedenfalls haben diese Jahre lang fortgesetzten, mühsamen Untersuchungen eine nennenswerthe Frucht getragen: sie haben mich zuerst auf den Gedanken hingeleitet, dass die Chlorophyllkörner die wahren Organe der Assimilation sind, worüber die in unserer „Dritten Abtheilung“ zusammengestellten Abhandlungen weitere Auskunft geben.

## XXIV.

### Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung öhlhaltiger Samen.

1859.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1859, No. 20, 21.)

Auszugsweise und mit einigen Korrekturen hier aufgenommen.

Ich habe mich vielfach davon überzeugt, dass in dem Maasse, als einzelne Theile des Keimes sich strecken und innerlich ausbilden, das Fett aus den Zellen dieser Theile verschwindet: dasselbe Verhalten findet bei der Stärke der amylumführenden Keime statt. Ueberall, wo ich diesen Prozess verfolgt habe, verschwindet Oel oder Stärke des erwachenden Keimes zuerst aus dem oberen und mittleren Theile der Hauptwurzel, welcher sich zuerst unter allen Keimtheilen zu strecken beginnt, darauf kommt die Reihe sich zu strecken an das hypokotyle Stengelglied (welches ich von den oberen Wurzelhaaren der Hauptwurzel bis zum Kotyledonen-Ansatz rechne) und gleichzeitig damit verschwindet auch hier das Oel oder die Stärke; endlich entfalten sich auch die Blattgebilde des Keimes (Kotyledonen und Primordialblätter), wobei Oel und Stärke, die in ihren Zellen enthalten sind, vollständig verschwinden. So wird Stärke und Oel in derselben Richtung fortschreitend aufgelöst, in welcher die Streckung der Keimtheile erfolgt, haben endlich alle Keimtheile ihre definitive Ausdehnung erhalten, so findet man in der ganzen jungen Pflanze keine oder nur die letzten Reste von den Assimilationsprodukten der Mutterpflanze, sie lebt von nun an durch eigene Assimilation.

Es ist leicht, sich davon zu überzeugen, dass in dem Maasse wie das Oel oder die Stärke in einem sich streckenden Keimtheile verschwindet, in demselben Zucker auftritt in allen Parenchymzellen des betreffenden Theiles. In den Zellen des Cambium dagegen tritt niemals Zucker in nachweisbarer Menge auf (und durch die von mir angegebene Methode ist man im Stande ausserordentlich kleine Zuckermengen in einer Zelle zu erkennen und ohngefähr abzuschätzen) aber in seinen Elementen beginnt mit der Streckung des betreffenden Theils die Ablagerung von Zellstoff, die erste Ausbildung



der Gefässe und Bastzellen. Sobald die definitive Streckung eingetreten ist, verschwindet nun auch der Zucker aus diesem Theile. Demnach hat man folgenden Zusammenhang festzuhalten: Oel und Stärke verwandeln sich in Zucker von der Wurzel langsam aufwärts steigend, wodurch zuerst die Streckung in aufsteigender Richtung und dann die Zellstoffablagerung in den Fibrovasalsträngen in derselben aufsteigenden Richtung herbeigeführt wird.

Bei den stärkehaltigen Keimen findet die Umwandlung der Stärke in Zucker unmittelbar statt. Das Fett der ölhaltigen Samen wird überall, wo ich es bisher verfolgt habe, entweder ganz oder zum Theil zuerst in Stärke übergeführt. In dieser, wie ich glaube, völlig neuen Thatsache liegt sowohl in chemischer, wie in physiologischer Hinsicht etwas Ueberraschendes. Es ist bisher noch nicht beobachtet worden, dass Stärke aus irgend einem Fette entstehen kann, obwohl es theoretisch sehr nahe liegt, da umgekehrt aus den Kohlehydraten die Entstehung von Fett-Säuren künstlich herbeigeführt werden kann und da bekanntlich die Stärke der Samen in den damit gefütterten Thieren in Fett übergeht. Am Ende der Vegetationsperiode wird sie in bestimmten Geweben deponirt, um am Anfange einer neuen Bildungsperiode als Material für den beginnenden Gestaltungsprozess zu dienen. Dagegen sehen wir nun in den Keimen der Oelsamen die Stärke ganz transitorisch und am Anfange eines neuen Lebens auftreten. Dass die Stärke hier in der That aus dem Oele entsteht, geht aus dem Verhalten beider Stoffe unwiderstehlich hervor. Es giebt Samenkeime, wie den der Buehe (*Fagus sylvatica*), welche in allen Parenchymzellen zugleich Oel und feinkörnige Stärke enthalten; bei diesen vermehrt sich die letztere während der ersten Keimungsregungen auffallend. Eine grosse Reihe anderer Samen dagegen enthält nur Oel und keine Spur von Stärke, aber die Stärke erscheint im ersten Moment, wo die Verlängerung der Keimwurzel den Beginn der Keimung ankündigt, und in demselben Maasse als das Fett in den Zellen des Parenchyms abnimmt, vermehrt sich darin die Stärke, um dann ebenfalls wieder zu verschwinden.

Das Auftreten der Stärke in den ölhaltigen Keimen, ihre Vertheilung in diesen, sowie in den stärkehaltigen Keimen, ihr Uebergang in Zucker u. s. w. ist mit dem Wachsthum der Gewebe auf eine allgemein gesetzmässige Weise verknüpft. Mir ist besonders dieser Zusammenhang der Gewebeform mit den chemischen Funktionen, über den wir bisher so äusserst wenig wissen, von Interesse.

#### *Ricinus communis.*

Vergleichen wir mit dem ruhenden Keime einen solchen um die Mitte der Keimung (Fig. 20). Die Kotyledonen, um das Mehrfache vergrössert, stecken noch in dem ebenfalls sehr vergrösserten Endosperm (*cd*); das hypokotyle Glied (*a—b*) ist in seinem unteren Theile gestreckt, der obere, noch ge-

krümmt, wird sich erst später strecken; die Hauptwurzel hat sich bedeutend verlängert, nur der obere Theil ist durch blosse Ausdehnung der Keimwurzel, der grösste untere Theil durch völlige Neubildung entstanden; die Nebenwurzeln I. Odng. sind ebenfalls Neubildungen.

Das Endosperm (Fig. 20 *ed*) ist noch mit Fett gefüllt, die den Kotyledonen nächsten Schichten aber beinahe entleert; auch jetzt ist keine Stärke im Endosperm.

Das Gewebe der Kotyledonen hat seine Theilungen vollendet (*ct*), es ist in Parenchym übergegangen, führt jetzt zwischen den Zellen Lufträume und ist mit feinkörnigem Fette dicht gefüllt. In dem Cambiumstrange des Mediannerven haben sich bereits fünf Reihen von Gefässen entwickelt, die Cambiumzellen haben sich bedeutend erweitert, sie enthalten jetzt gar kein Fett mehr, sondern nur Eiweissstoffe, ihre Nachbarwände schliessen noch ohne Lufträume zusammen. In der Parenchymhülle des Medianus finden noch einige nachträgliche Theilungen statt, und in ihren Zellen bemerkt man nun mit Jod sehr zahlreiche, sie fast ausfüllende Stärkekörnchen, die im ruhenden Keime nicht vorhanden waren. Die Kotyledonen sind so weit ausgebildet, dass sie nun nichts mehr zu thun haben, als sich zu strecken; für den Augenblick aber dienen sie der jungen Pflanze noch dazu, das

Fett aus dem Endosperm aufzunehmen und zum Theil hinunter in die Achse zu leiten, das Uebrige sammelt sich in ihren Zellen und wird bei der Streckung derselben verschwinden. In der Oberhaut der Kotyledonen finden noch die letzten Theilungen statt. Einzelne Zellen derselben enthalten Gerbstoff, den

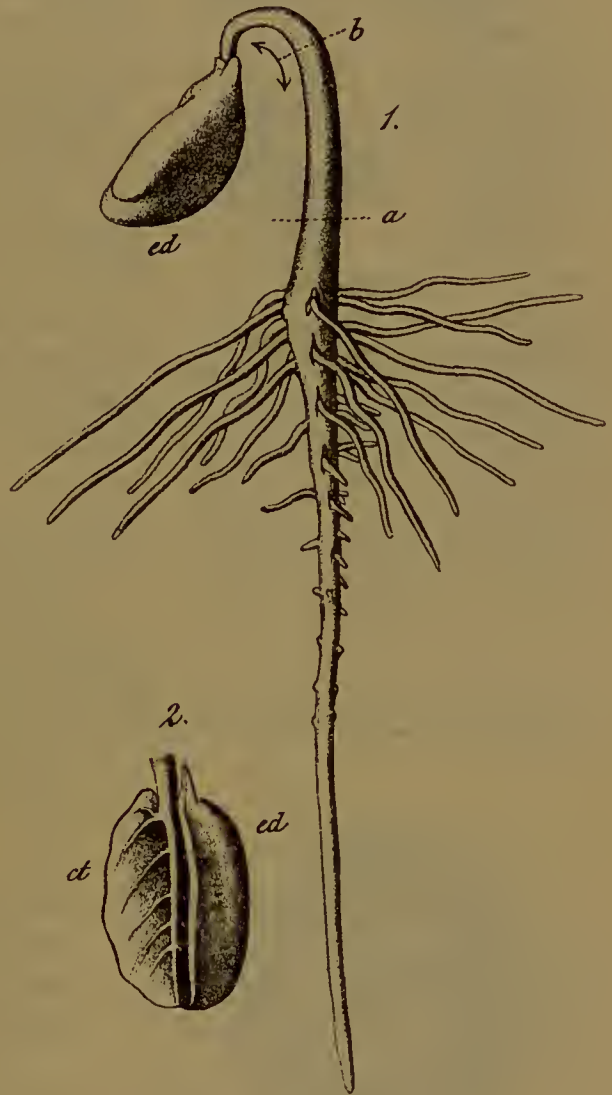


Fig. 20.

1. Keimpflanze von *Ricinus communis*; *ed* Endosperm.
2. Das Endosperm *ed* halb weggenommen, *ct* die Kotyledonen.

man mit Kali als rothe schmierige Masse und mit Eisensalzen als schwarzen Niederschlag leicht nachweisen kann; das Säulen-Gewebe der Oberseite ent-

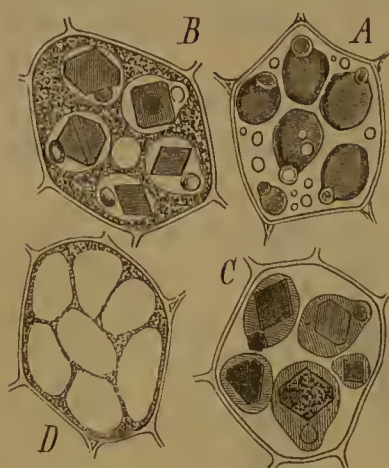


Fig. 21.

Zellen aus dem Endosperm des ruhenden Samens von *Ricinus*; A die Aleuronkörner in der fettreichen Grundmasse liegend; B dieselben nach Erwärmung oder anderer Behandlung, um die in ihnen liegenden Eiweisskrystalle zu zeigen; C ähnliches Präparat; D das Protoplasmanetz, nach Entfernung der Aleuronkörner. (Aus meinem Lehrbuch hier aufgenommen. Zusatz 1892.)

hält schon jetzt Chlorophyll-Chromogen, es wird mit konz. Schwefelsäure tief spanngrün.

Im gekrümmten Theile des hypokotylen Gliedes (bei *b*) ist beinahe kein Oel mehr vorhanden; das ganze Parenchym, welches schon im ruhenden Keime vorhanden war, ist jetzt dagegen mit Stärke dicht gefüllt. Die Epidermis aber und die Cambiumstränge (*F'*) enthalten kein fettes Oel, sie führen Eiweissstoffe; weiter abwärts im gestreckten Theile des hypokotylen Gliedes wird die Stärke seltener und in der Wurzel ist sie schon ganz verschwunden. In den ersten Keimungsstadien enthielt sie allein Stärke, aber seitdem sie sich gestreckt hat, ist diese nicht mehr zu finden. Auch im Stengel findet man in der Epidermis und im Rindenparenchym mit Kali oder mit Eisensalze viele unregelmässig zerstreute gerbstoffführende Zellen.

Die Stränge in den Nerven der Kotyledonen sind von einer scharf markirten Paren-

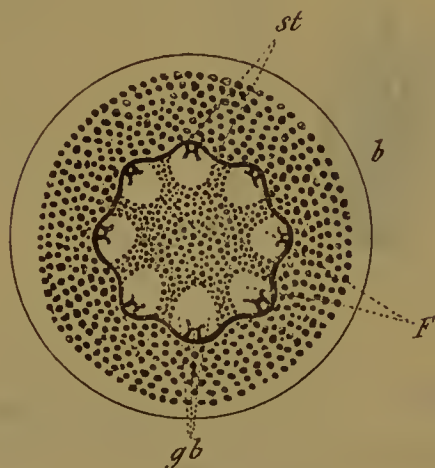


Fig. 22.

*Ricinus communis* Vertheilung der Stärke (Punktsirung) im hypokotylen Glied bei *b* in Fig. 20.

chym-Schicht dicht umgeben; diese Schicht findet sich im hypokotylen Gliede wieder, sie umgiebt den äusseren Theil jedes Stranges und scheidet zwischen je zweien das Mark von der Rinde. Diese Schicht ist dadurch ausgezeichnet, dass sie dicht mit Stärke erfüllt ist; auch das Cambiumrohr der Wurzel ist von dieser Schicht umgeben, hier enthält sie aber keine Stärke mehr; früher enthielt sie solche.

Das Cambiumrohr der Wurzel zeigt jetzt auf einem Querschnitte eine zusammenhängende, das Mark umgebende Vasal-Masse, aus fertigen, verdickten Gefässen bestehend; der äussere Theil dieses Cambiums ist in tangentialen Theilungen begriffen, es ist also eine Verdickungsschicht entstanden;

vier radiale Leisten des Gefässkörpers treten weiter hervor, auf ihnen entspringen die vier Wurzelreihen.



Weiter aufwärts in den Strängen des hypokotylen Gliedes sind je drei radiale Gefässreihen vorhanden, je weiter nach oben, in desto jugendlicherem Zustande. Bast ist noch nicht zu erkennen, und eine Verdickungsschicht mit tangentialen Wänden ist noch nicht entstanden.

Löst man nun eine im Stadium Fig. 20 befindliche Pflanze von der Wurzelspitze bis hinauf in das Endosperm in nicht allzudünne Querschnitte auf, legt diese in eine ziemlich starke Lösung von Kupfervitriol, nimmt sie nach etwa 5—10 Minuten heraus, spült sie schnell mit reinem Wasser ab, und bringt sie nun in eine starke Kalilauge, welche man in einem Porzellan-Schälchen zum Kochen erhitzt, so erscheint bei den ersten Aufwallungen in allen Querschnitten vom Wurzelhalse an bis hinauf zu den Kotyledonen ein schwerer, intensiv zinnoberrother Niederschlag (reduziertes Kupferoxydul), ebenso in den Nebenwurzeln; dagegen bleibt das Parenchym der Hauptwurzel farblos. Derselbe Niederschlag findet auch in der Parenchymscheide des Mediannerven statt. Unterm Mikroskop erkennt man das reduzierte Kupferoxydul als kleine, in den Zellen liegende schwarze Körnchen. Bei dieser Operation hat das Cambium auf allen Querschnitten eine violette Färbung angenommen; die Eiweissstoffe desselben geben mit Kupfer und Kali eine violette Flüssigkeit schon vor dem Kochen.

Fassen wir nun die Gewebeformen und Gewebeinhalte des Ricinus-Keimes Fig. 20 übersichtlich zusammen, so ergibt sich:

Hauptwurzel: vollständig gestreckt.

Parenchym ohne Fett, ohne Stärke, ohne Zucker.

Cambium mit Vasal-Masse und Verdickungsschicht voll Eiweiss.

Nebenwurzeln: in Streckung begriffen.

Parenchym voll Zucker, ohne Fett, ohne Stärke.

Cambium voll Eiweiss.

Hypokotyles Glied: unten: fertig gestreckt;

wenig Stärke im Parenchym, Stärkeschicht noch voll;

oben: in Streckung begriffen; das ganze Parenchym voll Stärke nirgends Fett, alles Parenchym enthält Zucker; einzelne Gerbstoffzellen.

Cambium mit sich verdickenden Gefässen, noch keine Verdickungsschicht; ganz mit Eiweiss gefüllt.

Kotyledonen: die Nerven verhalten sich wie das hypokotyle Glied.

Blattparenchym enthält Fett und Eiweissstoffe, Chlorophyllchromogen.

Epidermis enthält Eiweissstoffe, Fett und Gerbstoffzellen.

Die Streckung hat noch nicht begonnen, das Parenchym enthält keinen Zucker.

Demnach findet sich der Zucker überhaupt nur im Parenchym, dessen Zellen luftführende Zwischenräume haben, ebenso die Stärke.

Dagegen sind die Eiweissstoffe in dem Cambium enthalten und in dem jungen Parenchym der Kotyledonen, auch die Epidermis ist reich daran.

Ferner: der Zucker und somit auch die Stärke ist verschwunden aus dem Keimtheile, welcher sich nicht mehr streckt, dessen Vasalmasse schon weit ausgebildet ist, wo schon Zellstofflagerung stattgefunden hat, nämlich aus der Wurzel.

Stärke und Zucker sind noch vorhanden in dem Theile, welcher sich noch strecken wird, um so weniger, je mehr er sich schon gestreckt hat und je weiter seine Gefässe ausgebildet sind, nämlich im hypokotylen Gliede.

Endlich ist Fett und Stärke ohne Zucker vorhanden in dem noch sehr jungen Blattparenchym, welches noch nicht angefangen hat sich zu strecken.

Fett allein ist vorhanden (ohne Stärke) im Endosperm, wo gar keine weiteren Bildungen stattfinden.

Demnach findet sich in der Nähe des allgemeinen Nahrungs-Reservoirs (Endosperm), d. h. im Kotyledon-Parenchym, noch viel Fett und wenig Stärke, weiter entfernt davon kein Oel, viel Stärke und Zucker, noch weiter entfernt (Wurzel) kein Oel, keine Stärke, kein Zucker.

In einem früheren Stadium war die Sache anders; da enthielt nur die Wurzel Zucker, aber sie war noch nicht fertig gestreckt und enthielt noch keine Gefässe; damals enthielt das hypokotyle Glied noch keinen Zucker, sondern Fett und Stärke, erst nachdem der Zucker in seinem Parenchym auftrat, hat es angefangen sich zu strecken.

Untersucht man nun eine Keimpflanze von *Ricinus*, deren Kotyledonen über die Erde emporgehoben sind, nachdem sie, dem sich streckenden Stengel folgend, sich aus dem Endosperm herausgezogen haben; ich nehme an, die Kotyledonen sind bereits ausgebreitet und dunkelgrün, das hypokotyle Glied definitiv gestreckt. In einer solchen Pflanze findet man im Ganzen Parenchym kein Oel und keine Stärke mehr, und in der die Cambiumstränge umgebenden Schicht ist noch Stärke vorhanden; Zucker findet sich noch im oberen Theile des Stengels; in den Strängen haben sich die Gefässe nun weiter ausgebildet, der Bast beginnt sich zu verdicken und nun ist auch in den Strängen des Stengels und der Kotyledonen-Nerven eine Verdickungsschicht mit tangentialen Wänden aufgetreten; die übrigen Zellen der Stränge sind in Cambiform übergegangen. Nach einiger Zeit verschwindet auch aus der Stärkeschicht die letzte Stärke, und endlich ist auch nirgends Zucker mehr zu finden; die junge *Ricinus*-Pflanze lebt von jetzt ab durch eigene Assimilation; das Fett des Samens ist nun in Gestalt von Zellstoff in den Verdickungsschichten der Fibrovasal-Massen zu suchen; die mechanischen Kräfte zur Streckung und Biegung des Stengels sind durch die chemischen Prozesse, denen die Stoffe des Samens unterworfen wurden, entwickelt und verbraucht worden.

Demnach haben wir einstweilen für *Ricinus* folgendes Gesetz:

Die Ausbildung der im ruhenden Keime vorhandenen Theile steigt von der Wurzel durch das hypokotyle Glied zu den Kotyledonen allmählich aufwärts; in derselben Richtung geht im Parenchym, zwischen dessen Zellen Luft ist, die Bildung der Stärke und aus dieser die Bildung des Zuckers vor sich, in derselben Ordnung aufsteigend strecken sich die Theile und in derselben Ordnung treten in dem Cambium die Gefässe auf, später der Bast und die Verdickungsschicht.

### *Helianthus annuus.*

Der Same der Sonnenrose enthält kein Endosperm; der Keim füllt die ganze konische Höhlung der Schale aus; er besteht aus einer kurzen konischen Achse und den beiden dicken gerade aneinanderliegenden Kotyledonen; zwischen diesen, deren beide Basaltheile die oben breite konische Achse umschliessen, erhebt sich der Vegetationspunkt nur wenig und ist in der Mitte etwas eingedrückt, er bildet eine etwas eingesenkte Scheibe; gekreuzt mit den Kotyledonen stehen unterhalb dieses Vegetationspunktes die beiden Primordialblätter, jetzt noch mit breiter Basis aufsitzend.

Die Wurzelspitze ist von einer dünnen äusserst kleinzelligen Wurzelhaube überzogen.

Die konische dicke Achse besteht aus einem von sehr niedrig-tafelförmigen Zellen gebildeten Parenchym mit luftführenden Zwischenräumen, welche sich bis dicht zum Vegetationspunkt der Wurzel hin fortsetzen; dieses Parenchym geht oben unmittelbar ohne sichtbare Unterbrechung in das Parenchym der Kotyledonen über; in den Kotyledonen verlieren aber die Zellen ihre Tafelform und werden prismatisch in der Richtung des Radius gestreckt. Die der Berührungsebene (Oberfläche) beider Kotyledonen nächsten Zellen sind sehr stark radial gestreckt, je weiter nach aussen (gegen die spätere Unterfläche) desto kürzer werden sie. Dieses ganze Parenchym ist mit Fett angefüllt; die dicken Kotyledonen (13—14 Zellen dick) vertreten hier dieselbe Stelle, welche bei *Ricinus* dem Endosperm in physiologischer Hinsicht zukam, in ihnen ist das Fett für den ganzen Keimungs-



Fig. 23.

Junge Keimpflanze von *Helianthus annuus*, längs halbiert. Die Querschraffur bedeutet Zucker, die schwarzen Linien neben den Gefässbündeln Stärke. Der zweispitzige Pfeil bedeutet die in Streckung begriffene Stelle der Keimachse.



bedarf aufgespeichert. Ausserdem enthalten aber die Parenchymzellen auch Eiweissstoffe.

Das ganze Parenchym und die Epidermis wird, mit Kali behandelt,

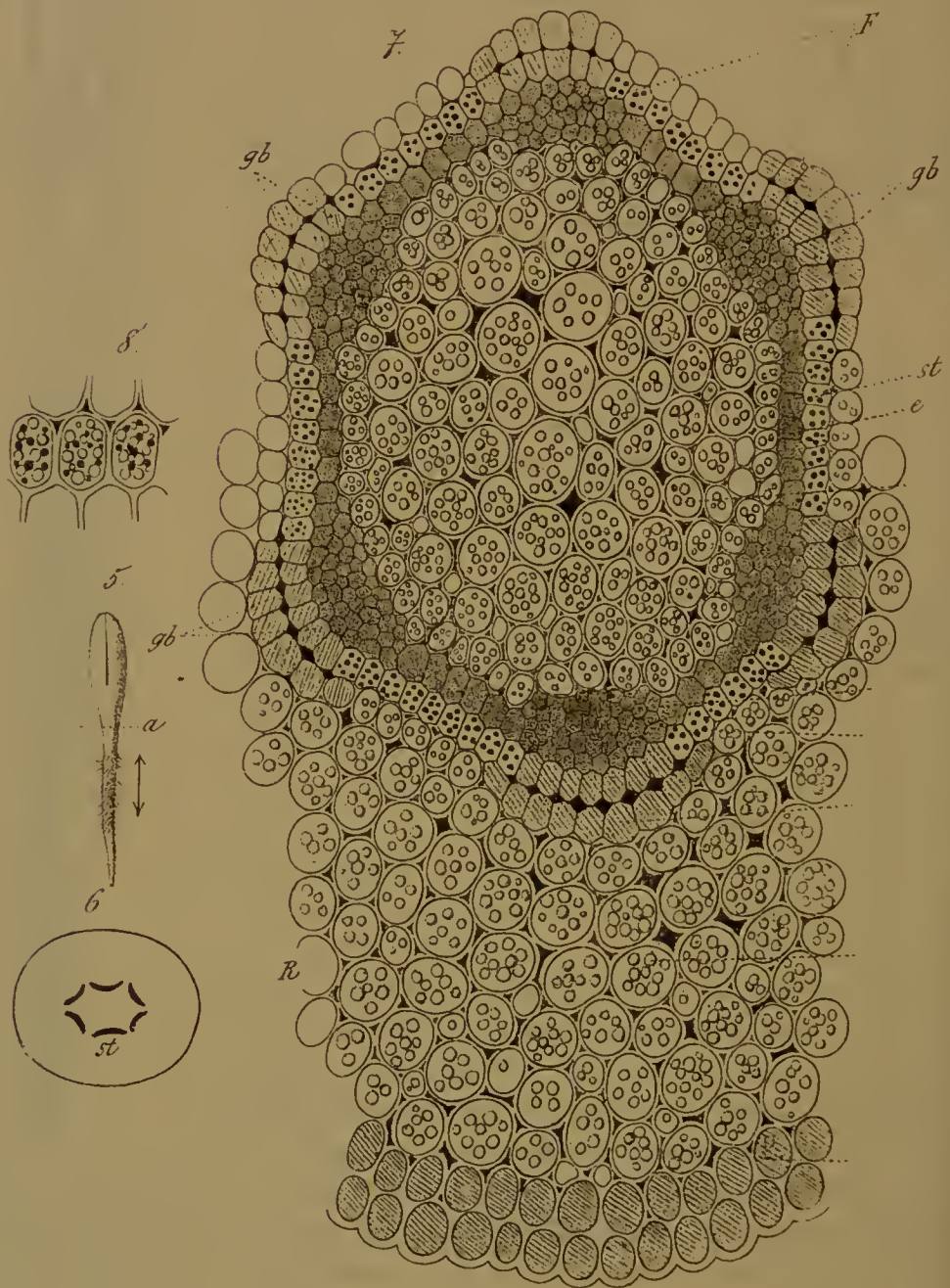


Fig. 24.

*Helianthus annuus*; 5 junge Keimpflanze; der Doppelpfeil bedeutet die Stelle der gegenwärtigen Streckung; — 6 Querschnitt bei *a* in 6, die Stärkesehieht *st* zeigend. — 7 ein Stück von 6 stärker vergrössert; *R* Rinde, *gb* Gerbstoffzellen, zwischen den die Oel- und gerbstoffhaltigen Gänge verlaufen; *st* Stärkesehieht; *e* Eiweiss führende Sehieht; *F* Cambiumstränge. In den Mark- und Rindenzellen ist das Fett durch kleine Ringe bezeichnet.

intensiv gelb, mit Eisensalzen erwärmt, schwarz; diese Zellen enthalten also einen Gerbstoff; im Cambium ist er nicht vorhanden.

Vergleichen wir den Sonnenrosenkeim mit dem Ricinus-Keime während der Ruhe, so ist der wesentlichste Unterschied der Mangel des Endosperms bei jenem. Beim ruhenden Ricinus-Keime enthielt nur das hypokotyle Glied Dauerparenchym, welches in den Kotyledonen in Meristem überging, die Kotyledonen mussten hier bei der Keimung erst noch morphologisch thätig sein. Dagegen bestehen die Kotyledonen des Sonnenrosen-Keimes aus Dauerparenchym, gleich dem Endosperm des Ricinus; sie brauchen sich später nur noch zu strecken, morphologisch sind sie fertig. Eine, und zwar sehr bedeutungsvolle Aehnlichkeit liegt aber darin, dass das Fett, die Reservahrung, von den Kotyledonen hinabgeleitet werden muss; auch bei der Sonnenrose beginnt die Keimung damit, dass sich der morphologisch fertige Theil des hypokotylen Gliedes zuerst streckt, dann kommt die Reihe an die Kotyledonen; die Ausbildung der Fibro-Vasalmassen befolgt dieselbe aufsteigende Ordnung, während zugleich die beiden Vegetationspunkte ihre gestaltende Thätigkeit beginnen, das Ende der Keimung ist auch bei der Sonnenrose durch den Moment bezeichnet, wo alle im ruhenden Keime schon vorhandenen Theile sich definitiv gestreckt haben, wo die Kotyledonen auf dem senkrecht stehenden hypokotylen Gliede sich ausgebreitet haben und grün geworden sind; während dieser Zeit sind aber auch die Nebenwurzeln erster Ordnung als Neubildungen entstanden und die Terminalknospe hat sich mit zahlreichen Blattanlagen umgeben.

Wir wollen nun sehen, was während dieser mechanischen (Streckungen) und morphologischen Aenderungen in den Zellinhalten stattfindet.

Löst man den Keim in sehr dünne Querschnitte auf, so zeigt sich, dass in der sich eben streckenden Wurzel schon einige Gefäße entstanden, welche im hypokotylen Gliede anfhören, in diesem hat das Cambium noch keine Veränderung erfahren; eine genaue Musterung dieser Querschnitte zeigt ferner, dass in dem Wurzelparenchym das Oel vollständig verschwunden ist, dagegen ist es im hypokotylen Gliede noch reichlich vorhanden, und die Kotyledonen sind noch eben so voll davon, wie im ruhenden Samen. Eine gleichförmige Behandlung aller Schnitte mit Jodlösung lässt nun, von der Mitte der Wurzel beginnend bis hinauf in die Kotyledonen, als mit Stärkekörnern gefüllt erkennen, neben denen noch Fettkörner liegen, sonst aber findet sich in keiner Zelle Stärke. Behandelt man die Querschnitte mit Kali und Eisensalzen, so findet man, dass mit den Gerbstoffen eine wesentliche Aenderung vor sich gegangen ist. Das ganze Rindenparenchym wird mit Kali auch jetzt noch gelb, dagegen tritt mit diesem Reagens in den Epidermiszellen ein rothes Oxydationsprodukt auf, welches auf einen anderen Gerbstoff hinweist; die doppelte Cambiumscheide zeigt mit Kali eine viel intensivere Gerbstoffreaktion als das umliegende Parenchym; die Kanten

dieser Zellen sind jetzt auseinander gewichen, sie lassen zwischen sich prismatische Zwischenräume, welche, wie man auf Längenschnitten sieht, kontinuierlich von unten nach oben verlaufen; diese Räume sind mit einem dicken Öl gefüllt, welches mit Kali roth wird und sich mit Eisensalzen schwarz färbt.

Behandelt man endlich die Querschnitte oder dickere Längsschnitte mit Kupfer und kocht sie dann in Kali so findet im ganzen Parenchym der Wurzel (so weit die Wurzelhaare hinauf gehen) eine Reduktion von rothem Kupferoxydul statt, es ist also das Parenchym, aus dem, wie oben gesagt, das Fett verschwunden ist, nun mit Zucker erfüllt; im hypokotylen Gliede und den Kotyledonen tritt kein Niederschlag auf, sie nehmen eine grünliche Färbung an, von dem Fette des Parenchyms herrührend; bei der angegebenen Behandlung färben sich alle Cambiumstränge sowie auch das Meristem der Wurzelspitze, der Stengelspitze und der Primordialblätter intensiv violett, sie sind also noch mit Eiweissstoffen gefüllt.

Untersucht man auf dieselbe Weise eine ältere Pflanze, deren Wurzel dreimal so lang, deren hypokotyles Glied sich zu strecken beginnt, so reichen die Gefässe schon bis in das hypokotyle Glied hinauf, das Öl ist aus seinem untern Theile verschwunden, dafür Zucker im Parenchym; die Kotyledonen sind wie früher. Die Stärke hat sich nicht wesentlich vermehrt, sie ist auch jetzt noch auf die Stärke-Schicht beschränkt.

Unterwirft man endlich eine beinahe fertig gestreckte Keim-Pflanze derselben Untersuchungsmethode, so führen alle Cambiumstränge bis hinauf in die Kotyledonen Gefässe, Öl findet man auch in den Kotyledonen nicht mehr; der Zucker ist aus der Wurzel schon verschwunden, nur im oberen Theile des hypokotylen Gliedes ist noch solcher; die Stärke hat sich unterdessen ein wenig vermehrt, sie findet sich jetzt auch in der inneren Schicht *gb* vor den Gefässbündeln und somit ist jetzt eine geschlossene Schicht vorhanden, welche Stärke führt. Später verschwindet die Stärke auch aus diesen Zellen.

Es findet demnach zwischen der Sonnenrose und dem Ricinus in Bezug auf die Stärkebildung ein Unterschied statt. Bei Ricinus geht ein grosser Theil des Oels sobald es in das Parenchym kommt, in Stärke über; bei der Sonnenrose dagegen geschieht dies nur in einer einzigen Zellschicht, welche einer eben solchen Schicht bei Ricinus vollkommen homolog ist.

Abgesehen von diesem Unterschiede, ist aber zwischen Ricinus und Helianthus bei der Keimung im Wesentlichen Alles gleich; die Streckung der Keimtheile, das Verschwinden des Fettes, das Entstehen des Zuckers, das Auftreten der Gefässe verfolgt hier, wie bei Ricinus, dieselbe Ordnung, von unten nach oben; auch hier ist die Stärkeschicht noch gefüllt, wenn schon die Keimung vollendet scheint und leert sich erst später; hier wie bei Ricinus, tritt der Zucker nur im Parenchym auf, zwischen dessen Zellen



luftführende Räume liegen, auch hier verschwinden mit der Streckung die Eiweißstoffe aus dem Parenchym, bleiben dagegen in dem Cambium.

Ich kann mich nun bei den folgenden Beispielen kürzer fassen; wir werden in den verschiedenen Keimstadien verschiedener Gattungen immer ein ähnliches Verhalten der Stärke zur Streckung der betreffenden Theile beobachten, wie bei den beiden vorigen Gattungen.

### *Xanthium Strumarium.*

Der ruhende Keim und die Keimung hat viel Aehnliches mit dem der Sonnenrose; das Parenchym ist mit Oel gefüllt und enthält einen mit Kali gelb werdenden Gerbstoff. Bei der ersten Regung des Keimes füllt sich die Stärkezellenschicht, welche das Cambium umgiebt mit Stärke; jeder Cambium-

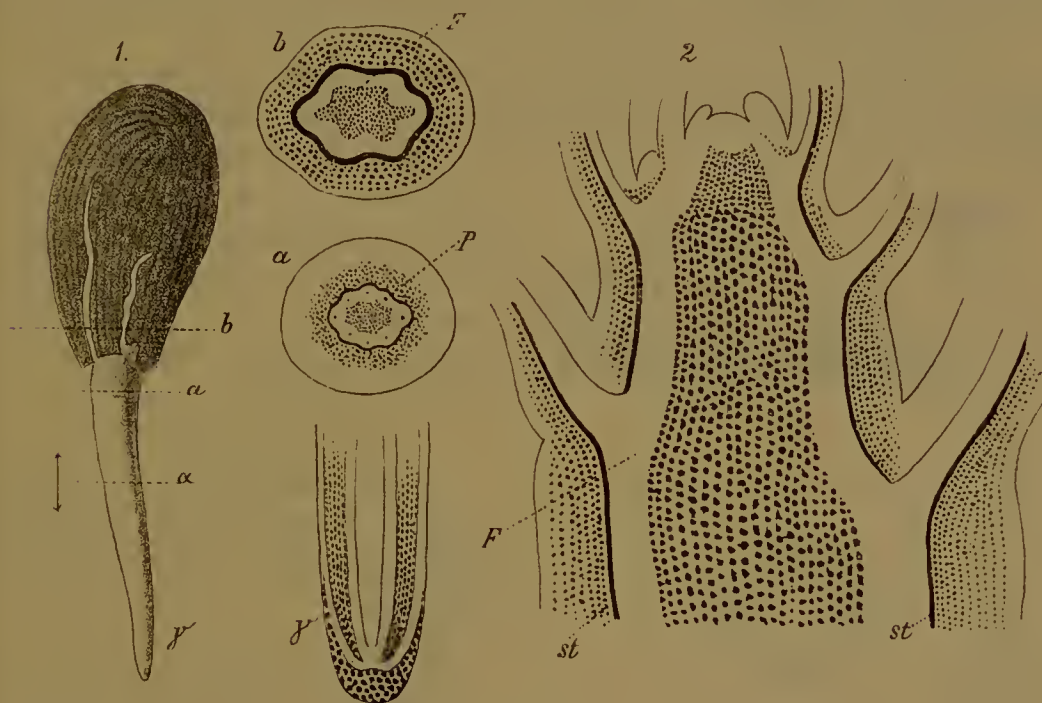


Fig. 25.

1. Keimende Mandel — *a* und *b* Querschnitte bei *a* und *b* in 1. —  $\gamma$  Spitze der Hauptwurzel. — 2. Längsschnitt durch das Sprossende; *F* Fibrovasalmassen — *st* Stärkeschicht. — Die schwarze Punktirung bedeutet die Vertheilung der Stärke.

strang der Kotyledonen ist nach aussen mit einem Stück stärkeführender Schicht umgeben. Hier tritt aber in den mit Oel gefüllten Kotyledonen schon frühe Stärke auch in den Parenchymzellen in kleinen und wenigen Körnchen auf, zugleich mit Oel in derselben Zelle.

### *Amygdalus communis.*

Das Parenchym des Keimes enthält nur Oel. Bei der Keimung (Fig. 25) tritt im ganzen Parenchym Stärke auf; zuerst in der Wurzel, aus deren

oberen Theil sie bei Fig. 1 schon wieder verschwunden ist, da er sich eben streckt. Das Parenchym der Kotyledonen ist bei Fig. 1 noch voll Oel, später geht es auch hier in Stärke über. Das ganze Parenchym und Meristem der vielblättrigen Terminalknospe füllt sich ebenfalls mit Stärke. Bei Fig. 1 finden wir:

Wurzelspitze: im Parenchym und Haube Stärke (Fig.  $\gamma$ ).

Wurzel bei  $\alpha$ : im Parenchym kein Oel, keine Stärke, aber Zucker; im Cambium acht Stränge ausgebildeter Gefässe; Streckung des Theiles. Hypokotyles Glied: beginnende Streckung (siehe  $a$  Fig. 1); Stärke fängt an zu schwinden, Zucker, junge Gefässe.

Ansatz der Kotyledonen: noch keine Streckung (siehe Fig. 1  $b$ ); alles Parenchym voll Stärke, keine Gefässe.

Mitte der Kotyledonen: keine Streckung; keine Stärke, bloss Oel, keine Gefässe.

Auch hier tritt schon frühzeitig Gerbstoff in gewissen Zellen auf. Das Cambium ist von einer Stärkeschicht umgeben. Zuletzt führt nur die vielblättrige Terminalknospe (Fig. 2) noch Stärke, sie tritt dann über die Erde, ihre Stengelglieder strecken sich stark, ihre Blätter und Stipulae ebenfalls, und dann verschwindet auch die Stärke.

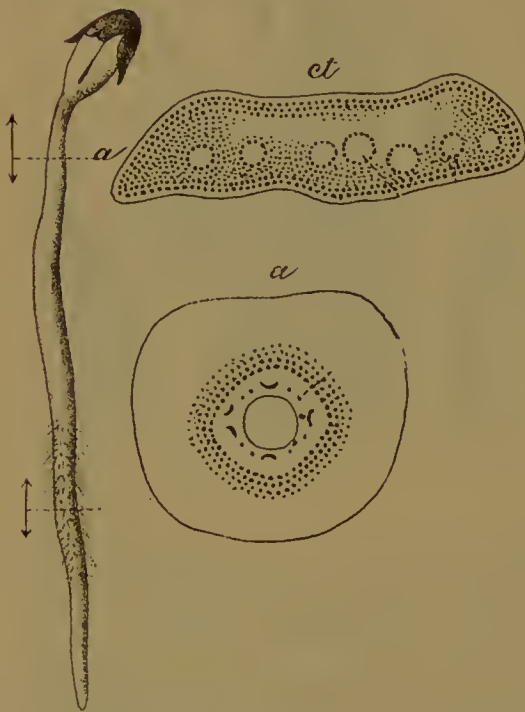


Fig. 26.

Keimende Kirsche, die Doppelpfeile bezeichnen die Stellen der herrschenden Streckung. —  $ct$  Querschnitt eines Kotyledons, —  $a$  Querschnitt bei  $a$  des Keimstengels.

#### Prunus Cerasus.

Der ruhende Keim enthält nur Oel, keine Stärke, ein frühes Keimungsstadium zeigt folgendes Verhalten:

Wurzel: in Streckung: keine Stärke mehr; die das Cambium umgebende Stärkeschicht führt Gerbstoff, keine Stärke mehr; das Cambium führt sechs Stränge ausgebildeter Gefässe.

Hypokotyles Glied: beginnende Streckung: Stärkeschicht und nächstes Parenchym führt noch Stärke, im Cambium junge Gefässe.

Kotyledonen: noch voll Oel; es beginnt die Stärkebildung im Parenchym und besonders in der Stärkeschicht der Stränge (Fig. 26,  $ct$ ), keine Gefässe.

*Impatiens Balsamina.*

Der ruhende Keim enthält nur Oel; es geht bei der Keimung in Stärke über.

In einem späteren Stadium findet folgendes Verhalten statt:

Wurzel: gestreckt: Parenchym keine Stärke mehr; im Cambium vier Bündel ausgebildeter Gefäße.

Hypokotyles Glied: gestreckt: Stärke aus dem Parenchym verschwunden; in der Stärkeschicht des Cambiumrohres noch vorhanden; Cambium enthält Gefäße.

Kotyledonen: im Parenchym ist alles Oel in Stärke verwandelt.

*Convolvulus tricolor.*

Der ruhende Keim enthält nur Oel; es geht bei der Keimung in Stärke über.

Ein späteres Keimungsstadium bietet folgende Verhältnisse:

Wurzel: gestreckt: im Parenchym keine Stärke mehr, auch nicht mehr in der Stärkeschicht; im Cambiumrohr vier ausgebildete Gefäßstränge.

Hypokotyles Glied: gestreckt: im Parenchym keine Stärke mehr; die Stärkeschicht ist noch voll; im Cambium vier jugendliche Gefäßbündel.

Kotyledonen: gestreckt: Stiele sind noch zu biegen.

*Cucurbita Pepo.*

Der ruhende Same enthält nur Fett, keine Stärke; während der Keimung geht das Fett in Stärke über.

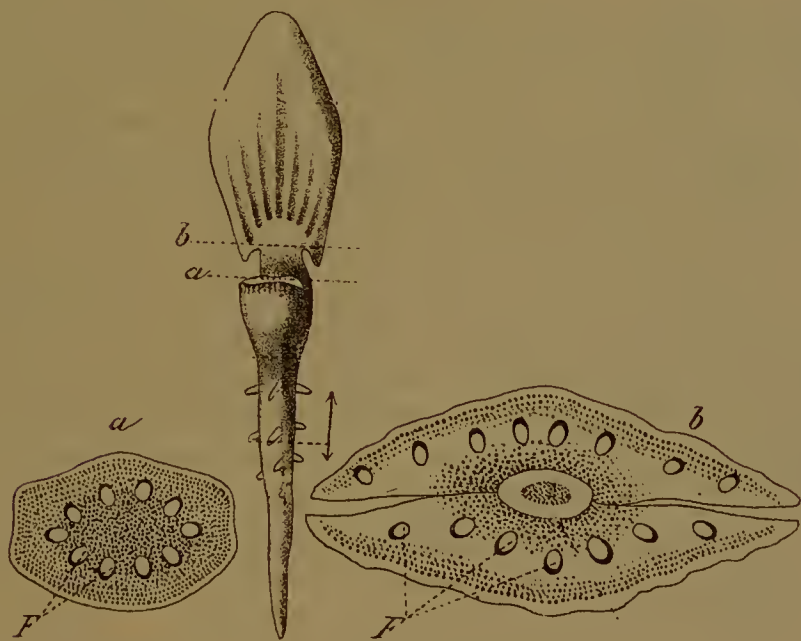


Fig. 27.

Kürbiskeim in der Mitte — links Querschnitt bei *a* — *F* Gefäßbündel mit den Stärkeschichten — rechts Querschnitt der Kotyledonen bei *b*. — Die Punktirung bedeutet die Vertheilung der Stärke.



Fig. 27 bietet folgende Verhältnisse:

Wurzel bei  $\beta$ : beginnende Streckung: Parenchym voll Stärke, besonders in der Stärkeschicht; im Cambium vier jugendliche Gefässsstränge; Zucker im Parenchym.

Hypokotyles Glied bei  $\alpha$ : beginnende Streckung: Parenchym voll Stärke und Zucker; im Cambium vier jugendliche doppelte Gefässsstränge.

Hypokotyles Glied bei  $a$ : noch keine Streckung: Parenchym voll Stärke (Fig. 27  $a$ ), besonders die Stärkeschicht der Stränge, sehr jugendliche Gefässe in den 10 Strängen.

Kotyledonen bei  $b$ : keine Streckung: beginnende Stärkebildung im ölhaltigen Parenchym; Stärke in den Stärkeschichten der Stränge.

Kotyledonen bei  $c$ : keine Streckung: keine Stärke, nur Oel.

Um die Zeit, wo die Kotyledonen ausgebreitet und fertig gestreckt sind, ist alles Oel und alle Stärke verschwunden, nur die Stärkeschicht im Stengel enthält noch ihre Stärke, auch diese verschwindet dann.

#### *Iberis amara.*

Der Same enthält nur Oel, keine Stärke; das Oel geht in Stärke über; das sonstige Verhalten nach dem hier folgenden Schema.

Es giebt keinen durchgreifenden Unterschied zwischen ölhaltigen und stärkeführenden Samen; das Oel der ersteren geht in den meisten Fällen transitorisch in Stärke über, in anderen Fällen findet Uebergang des Oels in Zucker statt und nur ein kleiner Theil des Oels kommt transitorisch als Stärke zur Ruhe, um für das letzte Keimstadium im Stärkeringe aufbewahrt zu werden. Die Art und Weise, wie das Erseinen der Stärke und des Zuckers, ihre Vertheilung in dem Parenchym, ihr endliches Verschwinden mit den mechanischen Akten der Keimung, d. h. mit der Streckung zusammenhängt, ist bei den stärkehaltigen Samen dieselbe, wie bei den ölführenden.

Ich habe eine Reihe stärkeführender Keime bei ihrer Entfaltung sehr genau verfolgt, die Schminkbohne, die Pferdebohne, den Spinat, ferner die merkwürdigen Samen einiger Gräser, deren Endosperm bloss Stärke, deren Keime aber Oel enthalten, den Weizen, den Mais; ich habe ausser den oben genannten Oel-Samen auch eine Konifere beobachtet, nämlich die Keimung der Pinie, deren ruhender Same allein Oel enthält und bei der Keimung Stärke produziert.

Aus der Untersuchung dieser zahlreichen, den verschiedensten Familien angehörigen ölhaltigen, stärkehaltigen, und öl- und stärkehaltigen Samen geht eine Reihe von allgemeinen Gesetzen hervor über den Zusammenhang der

mechanischen und morphologischen Veränderungen der Keime mit den mechanischen Vorgängen in denselben. In den vorstehenden Beispielen wollte ich nur auf möglichst kurze Art ein Verständniss der folgenden Sätze anbahnen:

1. Bei allen Keimen findet sowohl im Ruhezustande, wie während der Keimung eine gesetzmässige Vertheilung aller mikrochemisch nachweisbaren Stoffe (Oel, Stärke, Zucker, Gerbstoff, Zellstoffvarietäten, Eiweissstoffe, Krystallablagerungen) statt, d. h. gewisse Stoffe treten nur in gewissen, morphologisch charakterisirten Geweben auf, andere erscheinen in allen Geweben.

2. Oel, Stärke und Zucker finden sich in nachweisbarer Menge und über alle anderen Stoffe dominirend nur in den Zellen des Parenchyms, zwischen welchen luftführende Räume enthalten sind; die Zellstoffablagerungen in den Gefässen der Stränge und in den Bastzellen, den Holzzellen sind die letzten Derivate des im Samen angehäuften Oels oder der Stärke.

3. Das Cambium der Keime führt niemals Stärke oder Zucker in nachweisbarer Menge, es enthält nur Eiweissstoffe und ihre Derivate als dominirende Bestandtheile, zwischen seinen Zellen ist während der Keimzeit niemals Luft enthalten, sie schliessen dicht.

4. Die luftführenden Räume zwischen den Zellen sind schon vorhanden, bevor letztere sich mit Stärke, Oel, Zucker füllen.

5. Das Fett der ölhaltigen Samen geht immer entweder ganz oder zum Theil in Stärke über.

6. Die Stärke und das Fett gehen in Zucker über bei der Keimung.

7. Die Streckung der im Keime angelegten Theile findet von der Wurzel aufsteigend statt, so dass sich zuerst die Wurzel, dann das hypokotyle Glied, dann die Kotyledonen, endlich die Terminalgebilde strecken.

8. Die Ausbildung der Gefässe in den Strängen befolgt dieselbe aufsteigende Ordnung, die ersten Gefässe erscheinen in der Wurzel, die nächsten in dem hypokotylen Gliede, endlich in den Kotyledonen und in den Terminalgebilden.

9. Der Uebergang des Fettes in Stärke befolgt dieselbe aufsteigende Ordnung und tritt vor der Streckung in den betreffenden Theilen ein.

10. Der Uebergang der Stärke oder des Fettes in Zucker befolgt dieselbe aufsteigende Ordnung, er tritt zugleich mit der Streckung in den betreffenden Theilen ein.

11. Das Verschwinden des Oels, der Stärke, des Zuckers befolgt dieselbe aufsteigende Ordnung und tritt bei beendigter Streckung der betreffenden Theile ein.

12. Demnach enthält ein in Streckung begriffener Keimtheil im Parenchym Zucker, im Cambium Eiweiss und die ersten Zellstoffablagerungen in den Gefässen.

13. Daher kann man im Allgemeinen drei Stadien der Keimung unterscheiden: I. die Zeit, wo sich die Wurzel streckt, ihr Parenchym Zucker enthält, und ihre ersten Gefässe entstehen; II. die Zeit, wo sich das hypokotyle Glied streckt, sein Parenchym Zucker enthält, und seine ersten Gefässe entstehen, während in der Wurzel der Zucker verschwunden ist; III. die Zeit, wo sich die Kotyledonen (wenn sie dazu bestimmt sind) und die Knospen-theile strecken, Zucker enthalten, und ihre ersten Spiralgefässe entstehen, während der Zucker aus Wurzel- und Stengelparenchym verschwunden ist.

14. Während der Keimung finden jederzeit Neubildungen statt, indem sich zuerst die Wurzel durch Thätigkeit ihres Urmeristems verlängert, alsdann die Keimknospe auf gleiche Weise thätig wird; die erste Neubildung des Cambiums ist die Entstehung der tangentialen Scheidewände; die Neubildungen der Epidermis treten meist im zweiten Stadium ein; es bilden sich Haare, später Spaltöffnungen.

15. Im Parenchym des ruhenden Keimes finden keine Neubildungen während der Keimung statt, es streckt sich nur.

16. Während der Keimung hat man dreierlei Gewebe zu unterscheiden: a) das Parenchym mit Zwischenräumen, in welchem keine Neubildungen und keine dauernden Ablagerungen stattfinden, in welchen aber Fett, Stärke, Zucker entstehen und fortgeleitet werden; b) die Bildungsgewebe, Cambium, Epidermis, Meristem (embryonale Gewebe, Zusatz 1892) der Vegetationspunkte, wo neue Zellen und neue Organe gebildet werden, wo zwischen den Zellen keine Lufträume entstehen, wo während dieser Thätigkeit keine Ablagerungen stattfinden, wo keine Stärke, kein Oel, kein Zucker vorhanden ist; c) das Ablagerungsgewebe, nämlich die Gefässe und der Bast, welche kein Fett, keine Stärke, keinen Zucker führen, wo sich aber in dem Maasse; Zellstoff ablagert, als in dem benachbarten Parenchym der Zucker verschwindet. Sowie in dem Cambium, so tritt auch häufig unmittelbar neben der Epidermis ein Ablagerungsgewebe, Kollenchym auf.

17. Der Verbrauch an lebendiger Kraft, welcher zur Streckung der Gewebe, zur Beugung der gekrümmten Theile, zur Entfaltung der gewickelten Blätter u. s. w. zur Hebung der Erde nöthig ist, wird durch die Kräfte gedeckt, welche bei der chemischen Veränderung speziell der Verathmung, Oxydation der im ruhenden Keime angehäuften Stoffe auftreten. Schon aus den zahlreichen mechanischen Arbeiten, welche während der Keimung stattfinden, hätte man schliessen können, dass dabei eine bedeutende Gewichtsabnahme eintreten muss.

18. Die Stärkeschicht. Eine Zellschicht, welche den Achsenzylinder der Wurzel, die Cambiumstränge des Stengels und der Blattgebilde des Keimes unmittelbar von aussen umgiebt, durch Dimensionen ihrer Zellen von dem Rindenparenchym meistens abweicht, durch die Varietät ihrer Zellhäute von der Rinde verschieden ist, da sie der konz. Schwefelsäure noch lange



widerstehen, wenn die Rindenzellen bereits gelöst sind, diese Zellenschicht, welche schon im ruhenden Keime deutlich zu erkennen ist, füllt sich bei der Keimung mit Stärke, hier bleibt die Stärke noch längere Zeit liegen, zuletzt verschwindet auch sie; gegen die nächsten Rindenzellen hin lassen die Stärkezellen luftführende Zwischenräume, gegen die nach innen benachbarten Strangzellen dagegen legen sie sich dicht ohne Zwischenräume an. (Es ist kaum nöthig zu sagen, dass die von mir vor 30 Jahren als Stärkeführende Schicht bezeichnete Zellenlage der jetzigen Endodermie entspricht Zusatz 1892.)

Prag, den 4. März 1859.

## XXV.

### Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*).

1859.

#### Auszug.

(Aus dem XXXVII. Bande, S. 57, des Jahrgangs 1859 der Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, vorgelegt in der Sitzung vom 3. März 1859.)

In der Samenhaut, und fest von ihr umschlossen, liegt der Keim; er besteht aus den beiden verhältnissmässig sehr grossen Kotyledonen und der Keimachse mit den beiden Primordialblättern. An der Stelle, wo sich die beiden Kotyledonen rechts und links an der Keimachse ansetzen, ist die Grenze zwischem dem auf- und absteigenden Wachsthum. Der unterhalb der Kotyledonen gelegene Theil der Keimachse, gewöhnlich Würzelchen genannt, besteht nicht bloss aus der Wurzel, sondern aus dem hypokotylen Stengelgliede, welches den grössten Theil dieses ovoidischen Zapfens ausmacht und aus der Wurzelanlage. Aeusserlich ist eine Grenze dieser beiden Gebilde durchaus nicht zu erkennen. Dagegen ist sie auf Querschnitten mikroskopisch leicht festzustellen. Der oberhalb des Kotyledonenansatzes gelegene Achsentheil besteht aus dem Stengelglied, welches die Primordialblätter trägt, zwischen denen die nackte Terminalknospe liegt. An der Einsatzstelle der Kotyledonen ist die Achse knieförmig gebogen. Der hypokotyle Zapfen ist an die Unterseite der Kotyledonen angedrückt; äusserlich ist die Stelle, wo die Wurzelspitze desselben liegt, durch ein kleines Grübchen (Mikropyle) neben dem Nabel der Samenhaut bemerkbar, während auf der entgegengesetzten Seite des Nabels zwei kleine Höcker liegen. Diese Lage des hypokotylen Zapfens macht, dass bei der Keimung die Wurzel nicht sogleich senkrecht hinabwächst. Auch das Stengelglied über den Kotyledonen verlängert sich nicht einfach bei der Keimung, ausser der schon im ruhenden Samen vorhandenen Knicbeugung treten an diesem Gliede noch andere Krümmungen auf. Durch diese Eigenthümlichkeit gewinnen die verschiedenen Seiten des Samens eine charakteristische Bedeutung, welche auch

an der älteren Pflanze noch wahrzunehmen ist. Um dies kurz zu bezeichnen, nenne ich das Ende des Samens, wo die Keimachse zwischen den Kotyledonen liegt, „hinten“; daraus folgt dann folgende Orientirung in Bezug auf die einzelnen Theile des Samens: ein rechter und ein linker Kotyledon mit dem Hinterende an die Aehse befestigt; die Aehse macht nach hinten ein vorspringendes Knie; die beiden Primordialblätter sind mit den Kotyledonen gekreuzt, eines steht hinten, das andere vorne an dem Stengelglied. Zur leichteren Orientirung werde ich im Folgenden das die Kotyledonen tragende Stengelgebilde das hypokotyle Glied nennen, und die Zählung der Stengelglieder über den Kotyledonen anfangen, so dass also das die Primordialblätter tragende Glied als erstes Glied bezeichnet wird. Es wird sich im Folgenden zeigen, dass der Unterschied von hinten und vorne, links und rechts auch in den Neubildungen sich geltend macht.

Die Kotyledonen sind gleich gross, haben nach aussen eine gewölbte Fläche und nach innen gerichtet eine etwas konkave, so dass zwischen beiden ein schmaler Hohlraum bleibt, in welchem die Primordialblätter Raum für ihre erste Ausdehnung finden. An der Insertionsstelle trägt jeder Kotyledon zuweilen einen Lappen, zuweilen zwei, zuweilen gar keinen. Unter etwa 1500 Bohnen von *Ph. multiflorus*, die durch meine Hände gegangen sind, fand ich zwei, wo statt zwei Kotyledonen deren drei, zwei seitliche und ein unterer vorhanden waren; in dem einen Falle trug das erste Stengelglied dem entsprechend auch drei Primordialblätter in einem Quirl, welcher mit dem Kotyledonenquirl abwechselnd stand.

Bei *Ph. vulgaris* ist das Vorkommen von drei Kotyledonen viel häufiger<sup>1)</sup>, man kann auf 100 Samen einen solchen rechnen; hier fällt diese Abnormität auch eher auf, weil die Kotyledonen über die Erde gehoben werden. Bei dieser Art beobachtete ich einige Male zugleich mit drei Kotyledonen auch drei Primordialblätter im Quirl; einmal waren die Kotyledonen in eine Spirale gestellt.

Die Kotyledonen bestehen aus dreierlei Gewebeformen: der Oberhaut, dem Parenchym und den Zellensträngen. Die Oberhaut besteht aus ziemlich dünnhäutigen Zellen, welche auf der gewölbten Aussenfläche beinahe kuboidisch, auf der konkaven Innenfläche aber in der Richtung der Längsachse des Samens lang gezogen sind. Die Oberhautzellen enthalten niemals Stärke, weder im ruhenden noch im lebendig gewordenen Samen.

Sie haben jetzt noch keine Spur von Spaltöffnungen; die Kotyledonen von *Ph. multiflorus* zeigen besser als irgend ein anderes Organ, wie die Ent-

1) Wie überhaupt bei sehr vielen, wenn nicht bei allen Dikotylen gelegentlich 3 Kotyledonen entstehen, entsprechend der Thatsache, dass auch bei den meisten Laubsprossen mit decussirten Paaren sehr häufig alternirende drei-, vier-, fünfzählige Quirle sich bilden. Zusatz 1892.



stehung dieser Gebilde von äusseren Bedingungen abhängt. Wo die Kotyledonen von Erde bedeckt oder von der Haut noch zum Theil umhüllt sind, da bleiben sie nicht nur farblos, sondern sie bilden auch keine Spaltöffnungen; an Stellen dagegen, wo sie entblösst sind, wo Licht und Luft freien Zutritt haben, entstehen Spaltöffnungen und in den äusseren Parenchymzellen Chlorophyll.

Das Parenchym der Kotyledonen ist das Nahrungsreservoir für den Keim. Die Zellen sind nach der Richtung des Diekendurchmessers ein wenig länger; im Allgemeinen rundlich polyëdrisch, sie lassen grosse Zwischenräume, welche auch im trockenen Samen mit Luft erfüllt sind. Die Wände sind stark verdickt, da wo zwei benachbarte Wände aneinander liegen, zeigen sie grosse Tüpfel, ich habe mich überzeugt, dass sie jetzt und später durch die primäre Lamelle der Zellhaut verschlossen sind. In der Nähe der Epidermis werden die Zellen kleiner; in der unmittelbaren Umgebung der Zellenstränge sind sie ebenfalls kleiner und schliessen fest aneinander, indem sie so eine Art Scheide um jeden Strang bilden. Dieses Verhältniss ist zwar bei der Bohne gerade nicht sehr auffallend, aber ich hebe es hervor, weil auch an allen andern Gefässbündeln das Parenchym ein ähnliches Verhalten zeigt und damit gewisse, später zu besprechende, physiologische Erscheinungen zusammenhängen. Der Raum der Parenchymzellen ist dicht angefüllt mit zweierlei Stoffen. Als Grundmasse<sup>1)</sup> die ganze Zelle erfüllend zeigt sich eine im Wasser, Alkalien und Säuren unlösliche, krümliche, gelblich durchscheinende Materie; Jod färbt sie intensiv braun, mit Kupfer durchfeuchtet und in Kali gekocht, löst sie sich zu einer dunkelviolettrothen Flüssigkeit; die Hauptmasse ist also ein Eiweissstoff, Casein, Legumin. Ich habe ihn in grösserer Menge dargestellt, er bildet in trockenem Zustande und gereinigt eine gelbliche feste Masse und giebt mit Kupfer und Kali eine violette Flüssigkeit gleich allen andern Eiweissstoffen.

In dieser Grundmasse liegen zahlreiche grosse Stärkekörner von eiförmiger Gestalt und im Innern mit grossen Rissen durchzogen. Je grösser die Zellen, desto grösser sind die Stärkekörner darin. Neben diesen grossen Körnern sind auch kleine zahlreich, zumal in den Zellen nahe der Oberhaut wiegen die kleinen vor.

Die Gefässbündel der Kotyledonen entspringen aus dem Gewebe der Keimachse und so wie sie durch die Basis der Kotyledonen hindurchgehen, beginnen sie sich vielfach zu verzweigen. An der Basis nur in einer Schichte liegend, werden sie nach vorne hin in zwei, eine innere und eine äussere Schichte geordnet; die Zweigstränge sind sämmtlich nach vorne gerichtet. Sie bestehen aus sehr kleinen, laugen, dünnhäutigen Zellen, welche niemals

<sup>1)</sup> Sie besteht aus den später genauer bekannt gewordenen kleinen Aleuronkörnern. Zusatz 1892.

Stärke enthalten und mit Eiweissstoffen dicht angefüllt sind. Im trockenen Kotyledon enthalten diese Stränge niemals eine Spur von Spiralgefässen; aber später bei der Keimung treten solche in ihnen auf. Dagegen ziehen sich durch die ganze Länge dieser Stränge einzelne Reihen von etwas grösseren Zellen, die Gerbstoffgefässe; im trockenen Samen enthalten sie aber noch keinen Gerbstoff, sondern eine krümelige Materie, welche mit Eisensalzen nicht schwarz wird und mit Kali kein rothes Oxydationsprodukt giebt. Bei der Keimung füllen sich die Gerbstoffgefässe von der Basis nach vornehin fortschreitend mit Gerbstoff.

Die Keimachse besteht aus der Epidermis, der Rinde, dem produzierenden Gewebe<sup>1)</sup> und dem Mark, ferner dem Urparenchym (embryonalen Gewebe) der Terminalknospe und dem Urparenchym der Wurzelspitze.



Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 28. Axiler Längsschnitt durch die Achse des Embryos. — *p* grosszelliger Anhang der Wurzelhaube; *v* Vegetations-Punkt der Wurzel, *t* des Keimsprosses.

Fig. 29. Die Querschnitte an den Stellen  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\alpha$ ,  $d$  von Fig. 28.

In beiden Figuren ist *M* Mark, *E* Epidermis, *R* Rinde, *P* produzierendes Gewebe, in diesem *gb* die Gerbstoffzellen.

Die Epidermis überzieht die ganze Keimachse unterhalb der Primordialblätter, das ganze hypokotyle Glied und bedeckt dann die junge Rinde

<sup>1)</sup> Nach der später von Sanio eingeführten Nomenaetur wäre es als „Verdickungsring“ zu bezeichnen. Zusatz 1892.

der Wurzelspitze, indem sie sich bis unter die Wurzelhaube hinabzieht, so dass die Wurzelhaube von dem Wurzelrindenparenchym durch diese Zellennlage getrennt erscheint. An allen diesen Stellen besteht die Epidermis aus einer einzigen Zellschichte; die Zellen derselben sind in der Richtung des Radius 2 bis 3 mal so lang als in der Richtung der Achse und in der Tangente, sie sind stabförmig, vierseitig prismatisch und schliessen mit den Seitenwänden fest zusammen. Alle diese Zellen sind dicht gefüllt mit einem eiweissartigen Stoff, enthalten aber niemals Stärke. Anlagen zu Spaltöffnungen sind noch nicht vorhanden.

Das Parenchym der Rinde und des Markes sind ganz gleich gebaut. Dieses Parenchym besteht aus tafelförmigen Zellen, deren radialer Durchmesser etwa doppelt so gross ist wie ihre Höhe parallel der Achse. Je zwei bis fünf und sechs dieser Zellen sind in der Richtung der Achse zu einem grösseren Komplex vereinigt, ihre Querwände schliessen dicht zusammen; jeder solcher Komplex ist von einem luftführenden Interzellularraum umgeben. Es ist nicht zu verkennen, dass diese Zellenkomplexe die letzten Theilungsprodukte einer Mutterzelle sind, deren Umrisse eben durch den Verlauf des Interzellularraumes angedeutet sind. Die einzelnen Zellen erscheinen wie Kammern einer längeren septirten Zelle. Bei den ersten Keimungsvorgängen verschwindet diese Anordnung, indem sich die Zellen bedeutend nach der Richtung der Achse verlängern. Oben geht das Rindenparenchym unmittelbar in das der Blattstiele über, an der Wurzelspitze dagegen bildet es ein offenes Rohr. Die Anzahl der Zellschichten wird während der Keimung nicht vermehrt; sie besteht jetzt am hypokotylen Glied aus 15 bis 16, am ersten Stengelgliede aus 7—8 radial angeordneten, periphere Schichten bildenden Zellenlagen. Die spätere Verdickung dieser Achsentheile wird nur durch Dehnung der schon vorhandenen Zellen bewirkt; jedoch findet man während der Keimung auch hin und wieder im Rindenparenchym des ersten Gliedes Zellen in Theilung (Längswände parallel dem Radius) begriffen. Das Markparenchym hört unmittelbar unter der Terminalknospe auf und geht bis an den Vegetationspunkt der Wurzelspitze. Auch hier sind die Zellen und Zellenkomplexe in deutliche Längsreihen geordnet. Die Zahl der Markzellen wird während der Keimung ebenfalls nicht vermehrt, sie strecken sich gleich denen der Rinde in dem Maasse, als die Achse sich verdickt und verlängert. Die Dehnung parallel dem Radius beträgt etwa das Sechsfache, parallel der Achse steigt sie bis auf das Dreissig- bis Hundertfache; demnach ändern die Zellen ihre Gestalt; im trockenen Keim quer tafelförmig, sind sie in der ausgebildeten Achse dann lang gestreckt.

Mark und Rinde sind mit albuminösen Substanzen gefüllt, ausserdem findet sich aber auch Stärke in sehr kleinen, runden Körnchen. Die Quantität der Stärke in der Keimachse ist sehr verschieden bei verschiedenen Samen. Bei den meisten findet sich nur in der Gegend, wo die Kotyledonen



sich einsetzen, Stärke im Gewebe der Rinde und des Markes; ebenso enthält der oberste Theil des Markes unmittelbar unter der Terminalknospe immer ein wenig Stärke, endlich fehlt sie auch niemals in den Zellen zwischen dem Vegetationspunkt der Wurzel und der Wurzelhaube. In manchen Keimen ist indessen das ganze Mark mit Stärke gefüllt. Ich habe im Keim anderer Pflanzen ähnliche Differenzen beobachtet. In den Maiskeimen z. B. ist gewöhnlich das Skutellum nur mit Fett gefüllt; an manchen Fruchtkolben enthalten alle Skutellen neben dem Oel auch noch Stärkekörner in denselben Zellen. Ich habe mich überzeugt, dass dies kein krankhafter Zustand ist, denn solche Samen keimen ebenso gesund als die anderen.

Als produziendes Gewebe bezeichne ich das zwischen Mark und Rinde liegende Gewebe der Achse. Bei flüchtiger Untersuchung wäre man geneigt, es einfach als Cambium zu bezeichnen. Der Begriff des Cambiums ist aber für dieses Gewebe zu eng. Mit diesem Namen belegt man ein aus gestreckten Zellen, ohne Intercellularräume bestehendes Gewebe, welches durch fortwährend erneuerte Zelltheilung diejenigen Elemente erzeugt, aus denen dann Bastzellen, Gefässe und Holzzellen hervorgehen.

Das, was ich als produziendes Gewebe der Keimachse bezeichne, enthält allerdings auch ein Cambium, d. h. eine Schicht von Zellen, welche die Elemente zur Verdickung des Stammes, zu Neubildungen, wenn derselbe sein Längswachsthum bereits beendet hat, liefern werden, aber das produziende Gewebe enthält noch viel mehr als diese. Die folgende Beschreibung wird hoffentlich die Einführung dieses Begriffes rechtfertigen.

Das produziende Gewebe bildet ein zwischen Mark und Rinde liegendes, oben und unten offenes Rohr (vergl. Fig. 28 und 29) dessen Querschnitt in verschiedenen Höhen der Achse sehr verschieden gestaltet ist. Innerhalb des ersten Stengelgliedes bemerkt man auf dem Querschnitte viele nach innen vorspringende Leisten, denen an der äusseren Seite Ausbauchungen entsprechen. Diese Leisten laufen von den Primordialblättern bis zum Kotyledonen-Ansatz hinab, im hypokotylen Gliede verschwinden sie; weiter unten, und damit ist der Anfang der Wurzel bezeichnet, treten wieder vier im Kreuz gestellte Leisten an dem Rohre auf.

Es entstehen nur die ersten Spiralgefässe und getüpfelten Gefässe aus Zellreihen, welche innerhalb dieser Leisten liegen, und zwar nicht aus denen, welche dem Mark zunächst liegen, sondern die in Gefässe übergehenden Zellreihen durchziehen das Innere der Leisten, so dass dann die Gefässe von dünnhäutigem Gewebe, welches frei ist von Zwischenräumen, umgeben und von dem Mark getrennt sind. Die späteren, grösseren Gefässe verdanken dagegen dem später in Thätigkeit gesetzten Cambiumcylinder ihre Entstehung.

Das produziende Geweberohr besteht schon im Keim aus sehr verschiedenen Elementen, unter denen auch die Elemente der späteren Cambi-

umschichte schon zu bemerken sind; und gerade dieser Umstand macht es nöthig, dieses ganze Gewebe nicht als Cambium zu bezeichnen.

Der Schnitt (Fig. 30) geht radial durch das Rohr zwischen zwei Leisten; der radiale Längsschnitt einer Leiste würde die Schichte *P* doppelt so breit erscheinen lassen. Die kubischen Zellen *st*, zunächst der Rinde, sind der Längsschnitt des späteren Stärkcringes; darauf folgen nach innen bei *b* die

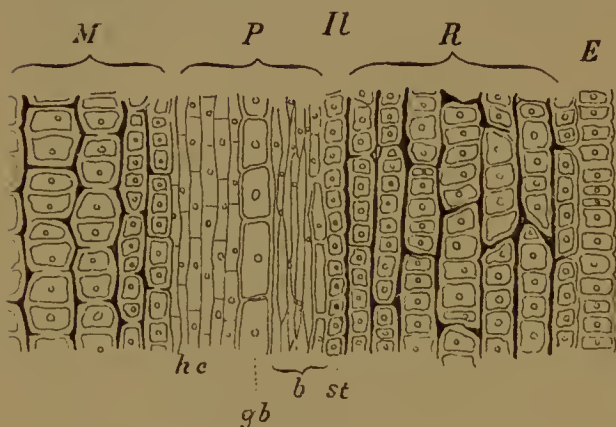


Fig. 30.

Längsschnitt durch die Achse des ruhenden Keimsprosses. *M* Mark, *P* produziendes Gewebe; *g b* Gerbstoffzellen, *b* Bast, *st* Stärkeschicht, *R* Rindenparenchym, *E* Epidermis.

produzirenden Gewebes sind sehr dünnhäutig, mit Eiweissstoffen gefüllt; sie enthalten niemals eine Spur von Stärke.

In allen Zellen der Epidermis, des Parenchyms und des produzienden Gewebes sind Zellkerne vorhanden; sie sind sehr klein und haben kein Kernkörperchen.

An der Wurzelspitze geht das produziende Gewebe in das Urparenchym über. Eine Scheitelzelle konnte ich trotz aller Mühe und Sorgfalt weder in der Wurzelspitze des trockenen Keimes noch in späteren Zuständen auffinden. Dagegen habe ich immer eine ganze Schichte sehr kleiner, dünnhäutiger Zellen an der Wurzelspitze gefunden, deren Theilungswände quer gegen die Wurzelachse stehen.

Im trockenen Keim ist die Wurzelhaube nicht so scharf von dem Gewebe der Wurzelrinde getrennt wie in späteren Zuständen; sie besteht aus grossen, langen, verdickten Zellen. In der Verlängerung der Wurzelachse bilden die Zellen der Wurzelhaube einen Schwanz, der wohl nichts anders sein kann, als der noch weiter ausgebildete Vorkeim; er besteht aus sehr grossen stark verdickten Zellen (siehe Fig. 28).

Die Terminalknospe besteht aus sehr kleinen Zellen; sie schliessen ohne Zwischenräume zusammen und sind ebenfalls mit albuminösen Substanzen dicht gefüllt; drei bis vier Schichten abwärts treten Zwischenräume

jungen Bastzellen, bei *g b* eine Reihe viel grösserer Zellen, es sind die späteren Gerbstoffgefässe, welche jetzt noch keinen Gerbstoff führen; *c* bezeichnet die erst später thätig werdende Cambiumschichte, endlich *h* die jungen Holzzellen.

Im hypokotylen Gliede und der Wurzel ist das Rohr dicker. In der Wurzel fehlen die Gerbstoffgefässe. Je näher gegen die Wurzelspitze hin, desto mehr werden die Zellen des produzienden Gewebes kubisch. Alle Elemente des

auf und die Zellen nehmen das Ansehen des Markparenchyms an. Die Oberfläche der Terminalknospe ist mit einem festen Häutchen überzogen. Es scheint zuweilen als ob hier in der That eine Terminalzelle vorhanden wäre, jedoch erlaubte mir die Kleinheit der Zellen auch hier kein sicheres Urtheil.

Die Primordialblätter bestehen jetzt aus dem Stiel und der Lamina; die Bewegungsorgane sind noch nicht vorhanden, sie gehören zu den späteren Bildungen des Keimungsprozesses; ein solches Organ entsteht zwischen dem Stiel und der Achse durch eine intercallare Zellbildung, ein zweites zwischen Lamina und Stiel ebenso. Die beiden kleinen Stipulargebilde am oberen Ende des Stiels sind dagegen schon am ruhenden Keim vorhanden, ebenso die Stipulae an der Basis der Stiele.

Blattstiel und Lamina sind bereits von einer Epidermis überzogen. Das Rindenparenchym des Blattstiels ist eine unmittelbare Fortsetzung der Stengelrinde.

Die vordere und hintere grosse Leiste des produzierenden Geweberohres des Stengels tritt je in einen Blattstiel und theilt sich dann in neun Stränge. Zwei derselben verlaufen in den Rändern der Rinne, die sieben anderen stellen sich in die Peripherie eines Rohres und umschliessen so das Mark des Stieles, indem zwischen ihnen die Markstrahlen übrig bleiben. Vor dem Eintritt in die Lamina vereinigen sich die Stränge wieder und treten dann in drei Stränge getheilt in den Medianus und die beiden seitlichen Hauptnerven der Lamina<sup>1)</sup>.

Die Blattnerven sind schon im ruhenden Keime der Hauptsache nach vollständig vorhanden. Der Medianus trägt 5—6 Seitennerven, die sich gegen den Rand hin 1—2 Mal theilen; auch die beiden unteren seitlichen Hauptnerven tragen bereits 3—4 nach aussen (an den Rand der basalen Lappen der Blätter) verlaufende und am Rande mehrfach getheilte Seitennerven. Selbst einige Anastomosen zwischen den Seitennerven sind bereits vorhanden; die grössere Anzahl derselben entsteht aber erst während der Keimung durch mehrfache Theilung gewisser Zellenläufe in der zweiten Zellschichte des Blattparenchyms.

Jeder Blattnerv ist auf der Unterseite von einer Fortsetzung des Stielrindenparenchyms gebildet, in dessen Achse ein Strang produzierenden Gewebes verläuft; es enthält hier und im Blattstiel dieselben Elemente, wie in den Leisten des produzierenden Rohres in der Achse; der Stärkering (ohne Stärke wie dort), die Gerbstoffgefässe (ohne Gerbstoff) und die Elemente des Cam-

1) Betreffs dieser histologischen Darstellung ist zu beachten, dass diese vorliegende Abhandlung geschrieben wurde als Nägeli's grundlegende Arbeit „über das Wachsthum des Stammes und der Wurzel“ (1858) in seinen Beitr. z. wiss. Bot. soeben erschienen und mir noch unbekannt waren. Zusatz 1892.



bium und der Gefässe sind in den produzierenden Strängen der Blattnerven bereits deutlich zu erkennen. Das Rindenparenchym der Nerven enthält Stärke in kleinen Körnchen.

Die Lamina ist inklusive der Epidermis sechs Zellen dick. Die vier Parenchymschichten bestehen aus kubischen Zellen; die der obersten und untersten Schichte lassen Lufträume zwischen sich, die beiden mittleren Schichten schliessen dagegen noch fest zusammen. In den Zellen der zweiten Schichte von oben sind sehr dünne Querwände vorhanden; während der Keimung wird diese Theilung vollendet und das Parenchym besteht dann aus fünf Lagen (exkl. der Epidermis). Jetzt ist der Unterschied zwischen dem Säulengewebe der Oberseite und dem Schwammgewebe der Unterseite noch nicht vorhanden.

Alle Zellen der Lamina sind mit Eiweissstoffen erfüllt, zeigen deutliche Zellkerne, enthalten aber jetzt keine Stärke.

Von den epidermoidalen Gebilden, welche während der Keimung an Achse und Blättern hervortreten, ist jetzt noch nichts vorhanden; diese Gebilde sind, sobald sie entstehen, echte Neubildungen. Die Epidermis trägt nirgends Spaltöffnungen, keine Haare; auch die Zellenleiste, welche auf der Oberseite der grösseren Blattnerven hindurchläuft, ist noch nicht vorhanden; sie entsteht später durch Vermehrung der Epidermiszellen.

Die eben gemachte Beschreibung des ruhenden Keimes wird, obwohl sie nur so viel enthält, als zum Verständniss des Folgenden durchaus nöthig ist, hinlänglich zeigen, ein wie komplizirter Organismus der Keim der Bohne ist.

Bei einer genauen Musterung der äusseren und inneren Verhältnisse macht die Keimachse und die Blätter den Eindruck, als ob es ein in der besten Entwicklung plötzlich sistirter, erstarrter Lebensakt sei, den man hier vor sich hat; die Keimung ist dann nur die Fortsetzung des früher allseitig Begonnenen. Die Kotyledonen dagegen machen den Eindruck fertiger Gebilde; an ihnen ändert die Keimung nichts mehr, als dass sie ihnen die aufgespeicherten Stoffe entzieht; sie leben nur, insofern sie dem Keime dienen und sind nur noch Mittel zum Zwecke. Das ist eine Eigenthümlichkeit der Keime mit dicken Kotyledonen ohne Endosperm; bei den blattartigen Kotyledonen der Endosperm führenden Samen ist das alles anders. Physiologisch verhalten sich die fleischigen stärkeführenden Kotyledonen der endospermfreien Samen, obwohl sie integrierende morphologische Elemente der Keimpflanze sind, doch ganz so, wie das Endosperm des endospermhaltigen Samens.

### **Äussere Umgestaltung während der Keimung.**

Es ist schwer, im Laufe der Keimung eine Erscheinung oder eine Reihe von Erscheinungen als konstant zu bezeichnen, um die nöthigen Anhaltspunkte für die Verständigung über das Stadium, welches man bespricht,

zu bekommen. Am wenigsten eignet sich die Angabe des Alters eines Keimes, um seinen Entwicklungszustand zu bezeichnen, denn der letztere hängt neben dem Alter<sup>1)</sup> wesentlich von der Temperatur und dem Boden ab. Man müsste also, um den Entwicklungszustand zu bezeichnen, jedesmal die während der genannten Zeit stattgehabte Temperatur und die Feuchtigkeit und Lockerheit des Bodens angeben. Hierzu würde aber eine sehr lange Tabelle von Daten über den Zusammenhang dieser Erscheinungen nöthig sein; hätten wir eine solche vollständige Tabelle, so wäre das der beste Weg, um ein bestimmtes Entwicklungsstadium zu charakterisiren; in Ermangelung einer solchen muss man sich an die äussere Gestalt halten. Diese hängt ab von den äusseren Dimensionen der einzelnen Theile, von der Anzahl und Stellung der Neubildungen und von ihrer Richtung und Beugung.

Wenn nur in jedem Entwicklungszustande ein völlig konstantes Verhältniss dieser Bestimmungsmomente statt hätte, so würde es genügen eines derselben anzugeben; wenn man z. B. sagte „ein Keim, dessen Hauptwurzel 10 cm lang ist, so würde sich daraus sogleich der Ausbildungsgrad des Stengels und der Blätter ergeben, wenn eine völlige konstante Proportionalität der Theile in ihrer Entwicklung stattfände. Das ist aber nicht der Fall. Zwar findet in der That für jede Species eine gewisse Proportionalität in der Entwicklung der Wurzel und des Stengels statt, eine Proportionalität, welche für die betreffende Species einen sehr wesentlichen Charakterzug bildet, allein das Verhältniss der gleichzeitig gebildeten Theile ist viel zu schwankend, um zwei nahe gelegene Entwicklungsstadien damit scharf bezeichnen zu können. In dieser Disproportionalität bezeugt sich eine gewisse Unabhängigkeit der einzelnen Theile, welche allerdings nur in ziemlich engen Grenzen möglich ist.

Wenn man daher genau angeben wollte, welchen Entwicklungszustand eine Keimpflanze hat, von der man eben spricht, so müsste man eine Angabe über die Ausbildung ihrer einzelnen Theile beifügen. Durch vielfältige Beobachtung aber kommt man dahin, gewisse Normalzustände der einzelnen Theile unterscheiden zu lernen, und es ist dann leicht an einer beliebigen Keimpflanze einen disproportionirten Theil sich in Gedanken durch den normalen zu substituiren. Daraus ergeben sich dann einzelne Normalstadien, die man brauchen kann, um sich über den Keimzustand eines Samens deutlich auszudrücken. Ich werde im Folgenden eine Schilderung des Entwicklungsganges nach derartigen Normalzuständen, gewissermassen nach Mittelwerthen aus verschiedenen Beobachtungen versuchen und dabei die wesentlichsten Abweichungen erwähnen.

Die erste äusserlich wahrnehmbare Veränderung eines Keimes, wenn

<sup>1)</sup> Ich nenne Alter eines Keimes die Zeit von dem Legen des trockenen Samens in feuchte Erde bis zu dem fraglichen Moment gerechnet.

der Same ein bis zwei Tage bei mittlerer Temperatur in der feuchten Erde gelegen hat, ist eine bedeutende Ausdehnung des Wurzelzapfens und des

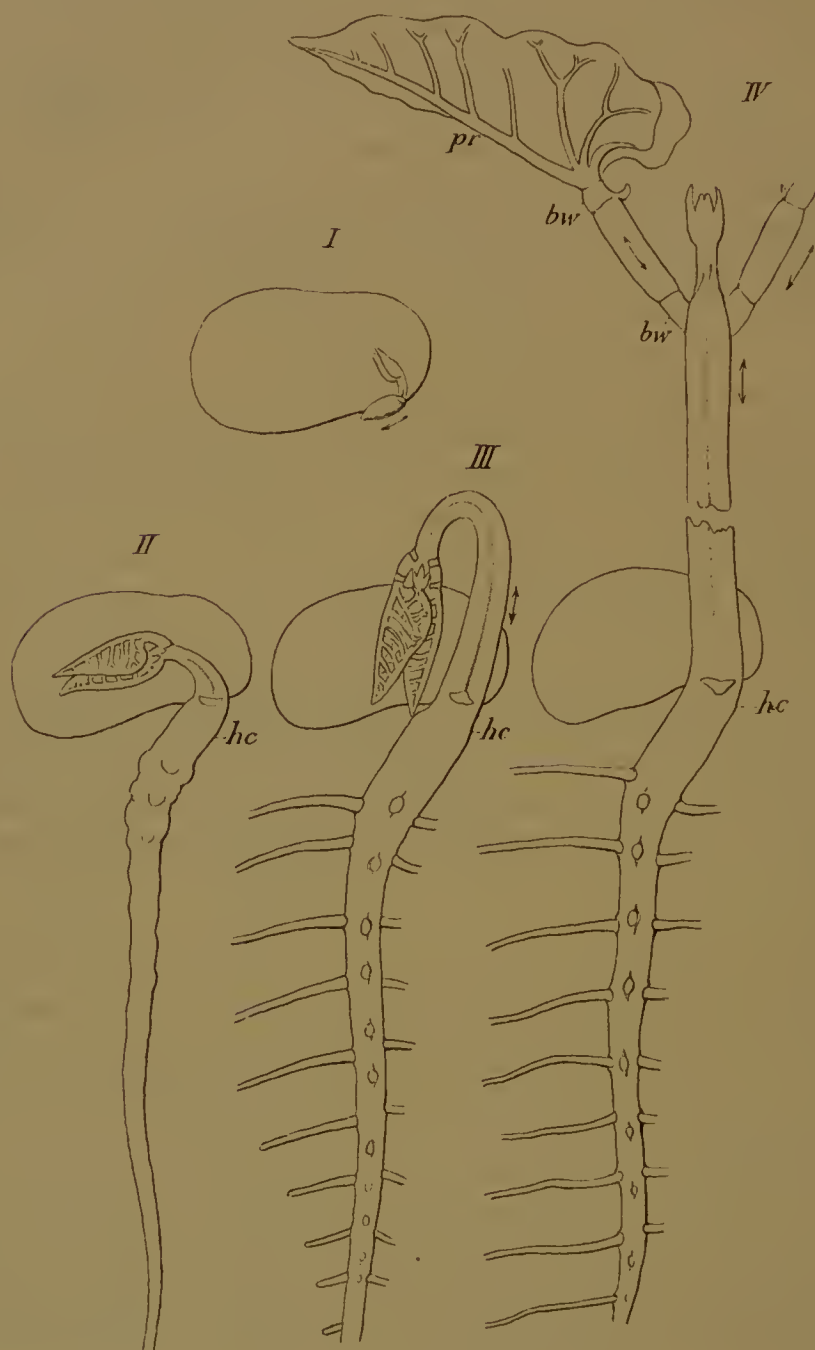


Fig. 31.

Diese Figuren haben nur den Zweck, die Entwicklungszustände zu bezeichnen, die weiterhin im Text vielfach genannt werden. — *hc* ist die obere Grenze des hypokotylen Gliedes. — *bw* Bewegungsorgane.

Stengelgliedes mit den Primordialblättern, diese Theile turgesciren, früher gelblich, spröde, faltig sind sie jetzt durchscheinend weisslich, glatt.



Die erste wesentliche Aenderung findet nun an der Wurzel statt; sie verlängert sich bedeutend und durchbricht dabei gewöhnlich die Samenschale sogleich, zuweilen wächst sie innerhalb derselben ein Stück hin. Wenn der Same mit dem Nabel nach abwärts lag, so senkt sich die wachsende Wurzelspitze sogleich abwärts. Die Wurzelspitze ist jetzt schon wie später durch eine schleimige glatte Oberfläche charakterisirt. Während nun die Wurzel 3—4 cm hinabwächst, verlängert sich das hypokotyle Glied und verdickt sich dabei sehr bedeutend. Die Bildung der Wurzelhaare beginnt jetzt an der Grenze zwischen hypokotylem Glied und Wurzel, und diese Grenze wird dadurch leicht kenntlich. Die Papillenbildung schreitet in dem Masse abwärts, als die Wurzel sich verlängert, die jüngsten Papillen bleiben aber immer von der Spitze um 1—2 cm entfernt. Wenn die Wurzel 8—10 cm lang geworden ist, zeigen sich an ihrem obersten Theile grössere Protuberanzen, in senkrechte Reihen gestellt, eine hintere, zwei seitliche und eine vordere Reihe bildend, es sind die jungen Nebenwurzeln I. Ordnung, die noch innerhalb der Rinde liegen. Um diese Zeit hat sich auch das erste Stengelglied auf 1—1,5 cm verlängert und dabei stärker nach vorwärts gebogen, die Primordialblätter sind über 1 cm lang geworden; alle Theile oberhalb des Kotedon sind rauh; es beginnt überall gleichzeitig die Haarbildung. Dieses Stadium ist leicht kenntlich und physiologisch dadurch charakterisirt, dass die Verlängerung der Hauptwurzel nun der Hauptsache nach vollendet ist und die seitlichen Neubildungen begonnen haben. Bei sehr hohen Temperaturen verlängert sich die Wurzel nicht so stark, schon wenn sie 5 cm lang ist, treten die Nebenwurzeln hervor, der obere Keimtheil hat das Ansehen des Stadium II.

Die nächste auffallende Aenderung findet an den Nebenwurzeln I. Ordnung statt. Sie sind bereits im vorigen Stadium in grosser Anzahl angelegt worden und verlängern sich nun in kurzer Zeit (etwa in zwei Tagen) auf 6—8 cm bei mittlerer Temperatur (14—16° R.); dabei sind wieder die obersten die zuerst hervortretenden, die Bildung der Wurzeln geht von oben nach unten, und die jüngsten Nebenwurzeln bleiben immer um einige Centimeter von der Spitze der Hauptwurzel entfernt. Zugleich mit dieser Streckung der Nebenwurzeln beginnt eine bedeutende Streckung am untersten Theil des ersten Stengelgliedes, dabei erscheint so wie bei der Wurzelbildung die Hinterseite als die kräftigere; sie streckt sich stärker und dadurch wird der Stengel nach vorne gebeugt; während sich der untere Stengeltheil immer mehr verlängert und verdickt, wird auch diese Beugung immer stärker und endlich so, dass das erste Stengelglied aus einem aufrechtstehenden unteren Theil und einem abwärts gekehrten oberen welcher die hängende Plumula trägt, besteht. Dieses Stadium ist besonders durch diese Beugung auffallend charakterisirt und durch den Umstand, dass in diesem Zustande des Keimstengels die Samenschale durchbrochen wird;

der nach oben gewölbte Stengel hebt sie mit bedeutender Kraft von den Kotyledonen ab, oder zerreisst sie. Wenn der Stengel so, wie er im ruhenden Samen liegt, sich einfach verlängerte, so würden die jungen, sehr zarten Primordialblätter mit den Spitzen an die Samenhaut stossen und dabei zerdrückt werden. Es giebt nicht leicht eine so interessante Reihe von Erscheinungen, als die Art und Weise wie bei verschiedenen Samen der Keimstengel sich aus den Samenhüllen los macht und herauszieht.

Sobald die Haut durchbrochen ist, verlängert sich der untere Theil des ersten Stengelglieds noch bedeutend in mehreren Stunden und hebt die bedeckende Erde empor. Erst dann, wenn die Primordialblätter in solcher Weise in freie Luft gesetzt sind, nehmen sie ihre bleibende Stellung ein. Um die Zeit, wo die Verlängerung der Nebenwurzeln und des unteren Theiles des ersten Stengelgliedes beginnt, bilden sich die Bewegungsorgane der Blätter, die Anastomosen ihrer Nerven, und im Parenchym der Blätter tritt die letzte Zellbildung ein. Ich bezeichne diesen Zustand als das dritte Stadium.

Sobald die Primordialblätter an das Licht getreten sind, werden sie in kurzer Zeit grün, was aber ganz und gar von der Beleuchtung abhängt. Bisher mit den Seiten der Laminae zusammengeschlagen, beginnen sie nun sich auszubreiten; was nothwendig mit einer Ausdehnung des Gewebes auf der Oberseite des Medianus zusammenhängt. Zugleich dehnt sich die Rinnenseite (Oberseite) der Stiele ein wenig und dadurch treten die Blätter, die bisher mit ihren Rändern in einander griffen, auseinander. Unterdessen streckt sich der Stengel ganz gerade, die Oberseite der nun geöffneten Blätter wird dem Lichte zu gekehrt, zwischen ihnen bemerkt man jetzt schon das auf 2—3 mm verlängerte zweite Stengelglied mit einer dicken Knospe; dieser Theil ist völlig neu gebildet, denn im Samen war die Terminalknospe nur ein kleiner nackter Kegel. Die Streckung des ersten Gliedes fand zuerst unten statt, dann streckt sich der nächst obere Theil, endlich der oberste, wie man sich durch schwarze Zeichen, welche man in gemessenem Abstände mit Farbe aufträgt, leicht wahrnehmen kann. Mit der Längsdehnung hängt auch immer die Verdickung des betreffenden Theiles zusammen. Im Stadium III war der unterste Stengeltheil der dickste, jetzt ist es der oberste. Vor der Ausdehnung ist jeder Stengeltheil gelblich und undurchsichtig, nach der Dehnung ist er durchscheinend und grünlich. Ich habe mich vielfach davon überzeugt, dass jedesmal diejenige Stelle des ersten Stengelgliedes, welche in Streckung begriffen ist, von den Lichtstrahlen am stärksten gebeugt wird. Sobald die Streckung aufgehört hat, ist dieser Theil für das Licht unempfindlich, und der nächst obere kommt an die Reihe sich zu biegen. Während dieser Periode finden an der Wurzel keine so bedeutenden Aenderungen mehr statt. Die Nebenwurzeln wachsen auf das Doppelte und Dreifache ihrer früheren Länge, die untersten strecken sich der Reihe nach, das Wachs-

thum der Hauptwurzel ist so gut wie beendet. Hierdurch ist das vierte Stadium charakterisirt (Fig. 4).

Das Ende der Keimung, die völlige Ausnutzung der Reservestoffe, fällt in ein noch späteres Stadium, als Fig. 4; bis zu diesem Stadium hin sind die Kotyledonen frisch; erst dann fallen sie ab, erst jetzt erhalten die Primordialblätter ihre letzte Dehnung erst jetzt ist die ganze Reservenahrung der Kotyledonen in die Keimpflanze übergegangen und darin völlig verarbeitet, wie ich später zeigen werde. Während sich die ersten neugebildeten Blätter entfalten, brechen die Nebenwurzeln II. Ordnung hervor.

Die Keimung der Bohne bietet äusserlich folgendes Bild dar: zuerst vorwiegend Wurzelbildung; dann vorwiegend Streckung und Ausbildung der schon vorhandenen Stengeltheile des Keimes, endlich der Uebergang zur selbstständigen Vegetation durch Vollendung des Wurzelsystems und völligen Verbrauch der Reservenahrung.

Morphologisch findet sich keine scharfe Grenze zwischen der Keimung und der selbstständigen Vegetation der Bohne, aber physiologisch ist diese Grenze scharf gezogen. Das Ende der Keimung ist durch den Moment bezeichnet, wo die Kotyledonen völlig entleert sind; so lange diese noch Nahrung enthalten und an den Keim abgeben können, ist diese noch, so zu sagen, im Zustande des Säuglings, er nährt sich von den Assimilationsprodukten der Mutter. Bei der Schminkbohne bleiben die entleerten Kotyledonen so lange am Stengel, bis sie verfaulen, bei der gemeinen Bohne, wo sie über die Erde empor gehoben werden, fallen sie nach der Entleerung sogleich ab.

## Experimente über die äusseren Bedingungen der Keimung<sup>1)</sup>.

### a) Temperatur.

Jeder Same hat zwei Nullpunkte der Temperatur für seine Keimung, d. h. es giebt für jeden Samen eine niedrigste und eine höchste Keimungstemperatur; unterhalb der niedrigsten, sowie oberhalb der höchsten verdirbt der Same im feuchten Boden ohne zu keimen.

Es gehören viele Experimente dazu, um einen dieser Nullpunkte genau zu bestimmen; ich habe beide für die Schminkbohne annähernd zu bestimmen gesucht.

---

<sup>1)</sup> Die folgenden sehr ausführlichen Angaben, die zum Theil schon in unserer 2. Abhandlung (p. 49) beigebracht sind, glaubte ich hier in toto aufnehmen zu sollen, weil die Schminkbohne jetzt noch und wohl auch später vielfach zu experimentellen Untersuchungen benutzt wird und es nützlich ist, im Voraus zu wissen, wie sich die Pflanzen verhalten werden. Zusatz 1892.



In den folgenden Versuchen wurden die trockenen Samen in lockere, feucht gehaltene Erde mit dem Nabel nach unten, einen Centimeter hoch bedeckt, eingelegt.

1. Bei  $5,9^{\circ}$  R. im Mittel (das Thermometer, dessen Kugel in gleicher Tiefe mit dem Samen steckte, zeigte unter 40 Beobachtungen nur einmal  $7^{\circ}$  und einmal  $3^{\circ}$  R., sonst zwischen  $5$  und  $6,5^{\circ}$  R.) waren die Samen in 19 Tagen verfault.

2. Bei  $5,4^{\circ}$  R. Mittel (Maximum =  $6^{\circ}$ , Minimum =  $2,3^{\circ}$ ) waren die Samen binnen 34 Tagen verschimmelt.

3. Bei  $5,5^{\circ}$  R. Mittel (Max. =  $6^{\circ}$ , Min. =  $5^{\circ}$ ) waren die Samen in 18 Tagen nur aufgequollen.

4. Bei  $4,82^{\circ}$  R. Mittel (Maxim. =  $7^{\circ}$ , Min. =  $2,3^{\circ}$  R.) waren die Samen in 16 Tagen aufgequollen.

Diese Versuche beweisen, dass die Bohne unter  $6^{\circ}$  R. nicht keimt.

5. Bei  $6,91^{\circ}$  R. Mittel (Max. =  $8^{\circ}$ , Min. =  $5^{\circ}$ ) hatte sich binnen 8 Tagen das Würzelchen nicht geregt.

6. Bei  $7,5^{\circ}$  R. Mittel (Max. =  $8^{\circ}$ , Min. =  $6,2^{\circ}$ ) war binnen 6 Tagen die Wurzel herausgetreten, binnen 12 Tagen 4 cm lang geworden und die ersten Nebenwurzeln unter der Rinde angelegt, bei vier Samen gleichförmig, keine verdarb.

7. Bei  $8,2^{\circ}$  R. Mittel (Max. =  $11,8^{\circ}$ , Min.  $5,8^{\circ}$  R.) war binnen 8 Tagen das Würzelchen aus der Samenschale hervorgetreten.

Demnach liegt das Minimum der Keimungstemperatur der Bohne gewiss unterhalb  $8^{\circ}$  R., aber wahrscheinlich oberhalb  $7^{\circ}$  R. Hält aber eine solche Temperatur länger an, dann verdirbt der schon hervorgetretene Keim, er wird abnorm, indem die Hauptwurzel sich nicht weiter verlängert und Nebenwurzeln ausbrechen zu einer Zeit, wo die Plumula noch lange nicht die normale Grösse für dieses Stadium hat. Daher nehme ich als die niedrigste Temperatur, wo noch eine gesunde Keimung möglich ist,  $8^{\circ}$  R. an.

Um das Maximum der Keimungstemperatur oder den oberen Nullpunkt zu finden, wendete ich einen Apparat an, der durch Heizung beliebig temperirt und ziemlich gut regulirt werden kann. Die Samen liegen in feuchter Erde und haben freien Luftzutritt<sup>1)</sup>.

8. Bei  $34,3^{\circ}$  R. Mittel (Max. =  $37^{\circ}$  R. während vier Stunden) fand noch Keimung binnen 48 Stunden statt, die Wurzel abnorm.

Dieser Versuch zeigt, dass der obere Nullpunkt gewiss über  $34^{\circ}$  R. liegt, und dass eine Temperatur von  $37^{\circ}$  R. binnen 4 Stunden den Keim nicht tödtet, denn diese Temperatur fand um die Mitte der Versuchszeit statt.

<sup>1)</sup> Vergl. den Aufsatz über die Keimungstemperaturen und die daselbst gegebenen Abbildung des Apparats. Zusatz 1892.

Demnach liegt also die Möglichkeit zum Keimen für die Schminkbohne innerhalb der Grenzen  $7^{\circ}$  R. und  $35^{\circ}$  R.; aber eine normale Keimung findet an diesen Grenzen nicht statt.

Ich legte mir nun die Frage vor, wie der Entwicklungsgang bei verschiedenen Temperaturen vor sich geht und welches die beste Temperatur ist, um eine normale und rasehe Keimung hervorzurufen. Auch hier ist die Zeit immer von dem Moment des Legens trockener Samen in feuchte Erde gerechnet. (Nach damaliger Schreibweise bedeutet m ein Millimeter.)

9. 48 Stunden bei  $34^{\circ}$  R. Mittel (zwischen  $37^{\circ}$ — $31^{\circ}$  R.).  
 Länge der Wurzel (vom Ansatz der Kotyledonen angemessen)  $5^m$ ,  $5,5^m$ ,  $8^m$ ,  $8^m$ ,  $10^m$ , Mittel =  $7,3^m$ .  
 Länge der Plumula  $7^m$ ,  $8^m$ ,  $7^m$ ,  $7^m$ ,  $8,5^m$ , Mittel =  $7,5^m$ .
10. 48 Stunden bei  $30,6^{\circ}$  R. (zwischen  $34^{\circ}$ ,  $5$  und  $26^{\circ}$  R.).  
 Länge der Wurzel  $21^m$ ,  $19$ ,  $25^m$ ,  $23^m$ , Mittel =  $22^m$ .  
 „ „ Plumula  $12^m$ ,  $9^m$ ,  $9^m$ ,  $11^m$ , Mittel =  $10,25^m$ .
11. 48 Stunden bei  $27,70^{\circ}$  R. Mittel (zwischen  $26,8$  und  $29,5^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel  $28^m$ .  
 „ „ Plumula nicht bestimmt.
12. 48 Stunden bei  $26,6^{\circ}$  R. (zwischen  $22$ — $31,5^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel  $25^m$ ,  $35^m$ , Mittel =  $30^m$ .  
 „ „ Plumula  $10^m$ ,  $11^m$ , Mittel =  $11,5^m$ .
13. 48 Stunden bei  $26,6^{\circ}$  R. (zwischen  $22$ — $29^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel  $18^m$ ,  $24^m$ ,  $33^m$ ,  $45^m$ , Mittel =  $30^m$ .  
 „ „ Plumula  $9^m$ ,  $10^m$ ,  $10^m$ ,  $13^m$ , Mittel =  $10,5^m$ .
14. 48 Stunden bei  $22,8^{\circ}$  (zwischen  $21,5$ — $23,8^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel  $23^m$ ,  $33^m$ ,  $30^m$ ,  $51^m$ , Mittel =  $34,2^m$ .  
 „ „ Plumula  $10^m$ ,  $10^m$ ,  $12^m$ ,  $13^m$ , Mittel =  $11,2^m$ .
15. 48 Stunden bei  $21,04^{\circ}$  R. (zwischen  $21$ — $23^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel  $60^m$ ,  $37^m$ ,  $46^m$ , Mittel =  $47,7^m$ .  
 „ „ Plumula  $13^m$ ,  $10^m$ ,  $10^m$ , Mittel =  $11^m$ .
16. 48 Stunden bei  $20,6^{\circ}$  R. (zwischen  $17$ — $23^{\circ}$ ).  
 Länge der Wurzel =  $37^m$ ,  $30^m$ ,  $40^m$ ,  $40^m$ , Mittel =  $39^m$ .  
 „ „ Plumula  $11^m$ ,  $8^m$ ,  $11^m$ ,  $10^m$ , Mittel =  $10^m$ .

Diese acht Versuche zeigen deutlich, dass die Geschwindigkeit der Keimung ein Maximum hat, welches nicht mit dem Maximum der Temperatur zusammenfällt, d. h. es giebt eine beste Keimungstemperatur und diese liegt etwa bei  $21^{\circ}$  R. Denn in 48 Stunden erreicht die Wurzel

bei $34^{\circ}$	R.	eine Länge von	$7^m$ ,
„ $30,7^{\circ}$	„	„	„ $22^m$ ,
„ $27,6^{\circ}$	„	„	„ $28^m$ ,
„ $26,6^{\circ}$	„	„	„ $30^m$ ,

bei 22,8 <sup>0</sup> R.	eine Länge von 34 <sup>m</sup> ,
„ 21,0 <sup>0</sup> „ „ „	47 <sup>m</sup> ,
„ 20,6 <sup>0</sup> „ „ „	39 <sup>m</sup> .

Würde man also die binnen 48 Stunden erreichten Wurzellängen als Ordinaten einer Kurve betrachten, deren Abseissenlinie die Temperaturen sind, so würde der höchste Punkt der Kurve über 21<sup>0</sup> R. liegen; und von hier aus würde die Kurve einerseits bis zu 34<sup>0</sup> R., andererseits bis zu einer gewissen niederen Temperatur (nahe 8<sup>0</sup> R.) sich auf die Abseissenlinie hinabsenken.

Demnach liegt die beste Keimungstemperatur bei 21<sup>0</sup> R. für die Schminkbohne, also beinahe in der Mitte zwischen der höchsten und der niedrigsten Keimungstemperatur.

In diesen Versuchen wurde das Keimungsstadium als eine Funktion der Temperatur behandelt; es soll nun umgekehrt bei gleichen Temperaturen das Keimungsstadium als Funktion der Zeit auftreten.

17. Bei 27 <sup>0</sup> R.	binnen 27 Stunden	Wurzellänge = 6 <sup>m</sup> .
„ 27,7 <sup>0</sup> „ „	48 „	= 28 <sup>m</sup> .
„ 27,5 <sup>0</sup> „ „	61 „	= 52 <sup>m</sup> .

Also bei 27<sup>0</sup> im Laufe des ersten Tages 4<sup>m</sup>, im Laufe des zweiten 22<sup>m</sup> und im Laufe des dritten 24<sup>m</sup> Längenzuwachs.

18. Bei 32 <sup>0</sup> R.	binnen 23 Stunden	Wurzellänge = 5 <sup>m</sup> .
„ 31 <sup>0</sup> „ „	48 „	= 30 <sup>m</sup> .

19. Bei 11 <sup>0</sup> R.	binnen 2mal 48 Stunden	Wurzellänge = 6 <sup>m</sup> .
„ 11,6 <sup>0</sup> „ „	3 „ 48 „	= 11,5 <sup>m</sup> .
„ 11,6 <sup>0</sup> „ „	4 „ 48 „	= 17 <sup>m</sup> .
„ 11,7 <sup>0</sup> „ „	5 „ 48 „	= 54 <sup>m</sup> .
„ 11,7 <sup>0</sup> „ „	6 „ 48 „	= 100 <sup>m</sup> .

Für die ersten 2 Tage ist also der Zuwachs (6—2<sup>m</sup>) = 4<sup>m</sup>.

„ „ zweiten 2 „	(11,5—6 =) 5,5 <sup>m</sup> .
„ „ dritten 2 „	(17 —11,5 =) 5,5 <sup>m</sup> .
„ „ vierten 2 „	(54 —17 =) 37 <sup>m</sup> .
„ „ fünften 2 „	(100 —54 =) 46 <sup>m</sup> .

Wenn man also die Zeit zur Abseissenlinie macht und die Wurzellängen als Ordinaten darauf betrachtet, so zeigt sich, dass für gleiche Abseissen die Zuwächse sehr verschieden sind; ist 2 Tage =  $x$ , so ist

für $x_1$	der Zuwachs $y$ = 4 <sup>m</sup> ,
„ $x_2$ „ „	$y$ = 5,5 <sup>m</sup> .
„ $x_3$ „ „	$y$ = 5,5 <sup>m</sup> ,
„ $x_4$ „ „	$y$ = 37 <sup>m</sup> ,
„ $x_5$ „ „	$y$ = 46 <sup>m</sup> .



Die täglichen Längenzuwächse ( $y$ ) werden demnach immerfort grösser, d. h. mit anderen Worten es findet eine Erstarkung statt, an jedem folgenden Tage gewinnt die organische Thätigkeit an Kraft<sup>1)</sup>.

Da es bei physiologischen Experimenten, zu denen die Schminkbohne in so hohem Grade geeignet ist, oft wünschenswerth wird, im Voraus zu wissen, wie weit eine Pflanze binnen einer bestimmten Zeit bei einer gegebenen Temperatur entwickelt sein wird, so füge ich noch folgende Angaben bei:

Das auf Taf. I dargestellte Stadium II wird

bei 15° Bodentemperatur in etwa 4 Tagen;

„ 11° „ „ 12 „ erreicht.

Das Stadium III wird

bei 15° Bodentemperatur in etwa 6 Tagen;

„ 11° „ „ 14 „ erreicht.

Das Stadium IV wird

bei 15° Bodentemperatur in etwa 10 Tagen;

„ 11° „ „ 25 „ erreicht.

Das Stadium V wird

bei 15° R. binnen 12 bis 14 Tagen;

„ 11° R. binnen 40 Tagen erreicht.

Bei 8° ist das Wachsthum so langsam, dass man selbst in einer Woche an den oberirdischen Theilen keine auffallende Aenderung merkt.

Interessant sind die Störungen in den Normalproportionen durch excessive Temperaturgrade. Eine acht Tage alte Bohne hatte bei 29° R. Bodentemperatur eine Wurzel von 2 cm Länge und ein erstes Stengelglied von 8 cm Länge über dem Boden entwickelt, die Primordialblätter noch zusammengefaltet; dagegen hatte eine 12 Tage alte Bohne bei 11° R. eine 7 cm lange Wurzel mit einigen oben ausbrechenden Nebenwurzeln und eine kaum 2 cm lange Plumula, die noch zwischen den Kotyledonen lag. Jene hatte also bei fast völlig unterdrückter Wurzel die Plumula bedeutend ausgebildet, diese umgekehrt bei stark entwickelter Wurzel die Plumula wenig entwickelt.

Zum Schlusse möchte ich diesen Temperatur-Angaben nur noch die Bemerkung beifügen, dass sie sämmtlich ganz speziell nur für die Schminkbohne gelten und einer etwaigen Verallgemeinerung nicht fähig sind; mit den Bohnen zugleich wurden immer mehrere andere Arten untersucht, und es zeigte sich, dass sie mit den Temperaturen nach ganz anderen Relationen verknüpft sind.

<sup>1)</sup> Es handelt sich hier also um den aufsteigenden Ast der Erscheinung, die ich später als „grosse Wachsthumskurve“ oder „grosse Periode bezeichnet habe. Zusatz 1892.

Wenn das Boussingault'sche Gesetz: „Das Produkt aus der mittleren Temperatur in die Vegetationszeit ist für eine Species eine konstante Grösse“, richtig wäre, so müsste es offenbar auch für einzelne Vegetationsperioden richtig sein, d. h. es würde daraus der Satz folgen: ein bestimmtes Entwicklungsstadium wird immer durch eine und dieselbe Zahl repräsentirt, wenn man die Zeit mit der Temperatur bei und binnen welcher dieses Stadium erreicht wurde, multipliziert. Das ist aber nicht nur nicht bei der Bohne, sondern auch bei keiner andern von mir untersuchten Species der Fall.

Eine Bohne hatte bei  $11,7^{\circ}$  R. binnen 12 Tagen das Normalstadium II erreicht, eine andere binnen zwei Tagen bei  $26,6^{\circ}$  hatte sich eben so weit entwickelt; bei jener war das Produkt aus der Zeit in die Temperatur  $= 140$ , bei dieser 73.

Eine Reihe Bohnen bildete binnen zwei Tagen bei  $22,8^{\circ}$  R. eine Wurzel von  $34,2^m$  Länge, eine andere binnen 10 Tagen bei  $11,7^{\circ}$  bildete sich bis zu demselben Stadium aus; das Produkt aus  $10 \cdot 11,7 = 117$ , das aus  $2 \cdot 22,8 = 45,6$ .

So ungenau auch immer derartige Versuche ihrer Natur nach sind, so liegen dennoch so bedeutende Abweichungen von dem prätendirten Gesetz bei weitem ausserhalb der Beobachtungsfehler.

Wenn der Vegetationsprozess, wie es das Boussingault'sche Gesetz will, dem Produkt aus Zeit und Temperatur proportional wäre, so müsste ein Stadium, welches bei  $22^{\circ}$  binnen zwei Tagen erreicht wurde, dann bei  $11^{\circ}$  binnen vier Tagen erreicht werden (weil  $2 \cdot 22 = 4 \cdot 11^{\circ}$ ), es wird aber bei  $11^{\circ}$  erst in 10 Tagen erreicht. Ich habe überhaupt bei meinen vielfachen Untersuchungen über diesen Gegenstand immer gefunden, dass, wenn man gleiche Entwicklungsstadien, welche bei verschiedenen Temperaturen gebildet wurden, bezüglich ihres Alters vergleicht, jedesmal für ein bestimmtes Sinken der Temperatur die Zeit in einem viel grösseren Verhältniss steigt, als es dem Boussingault'schen Gesetz nach sein müsste; z. B. wenn die Temperatur auf die Hälfte sinkt, so müsste die Zeit auf das Doppelte steigen, aber sie steigt auf das Vier-, Fünf- bis Mehrfache.

In der That ist auch gar nicht zu erwarten, dass ein so komplizirter Vorgang wie die Entwicklung einer Pflanze in einer so einfachen Relation zur Temperatur stehen sollte. Eine genauere Betrachtung des Vegetationsprozesses führt vielmehr zu dem Schluss, dass die Temperaturen in Bezug auf die Entwicklung der Pflanze nicht nur als verschiedene Grade wirken, sondern wie qualitativ verschiedene Kräfte. Ich hoffe demnächst alle diese Sätze durch vergleichende Untersuchungen an vielen Gattungen allgemein beweisen zu können.

### Wirkung des Lichtes.

Wenn man Bohnen in völliger Dunkelheit keimen und weiter wachsen lässt, so zeigen sie gewisse Eigenthümlichkeiten, die zum Theil den Einfluss des Lichtes auf die Vegetation allgemein beweisen, zum Theil aber die Bohne speziell charakterisiren.

Die Unterschiede der im Dunkeln und im Hellen keimenden Pflanzen können natürlich erst von dem Moment an hervortreten, wo der Stengel die Erdoberfläche durchbricht.

Ich habe Bohnen in völliger Finsterniss bis zu dem Stadium V sich entfalten sehen, jedoch mit Abweichungen von dem normalen Gange der Entwicklung, die sich bereits zwischen den Stadien III und IV geltend machen.

Die Pflanzen nehmen nicht den geringsten Schein von grüner Färbung an, erscheinen vielmehr intensiv gelb an den Stellen, wo noch Neubildung stattfindet; die sich streckenden Stengel dagegen erscheinen farblos, sind jedoch nicht so durchscheinend wie die im Licht gestreckten.

Während die mittlere Länge des ersten vollständig gestreckten Stengelgliedes im Lichte etwa 10 cm erreicht, erhebt es sich im Dunkeln bis 15 und 20 cm<sup>1)</sup>. Der Obertheil dieses Gliedes behält lange Zeit sein embryonales Aussehen und die nickende Stellung; merkwürdig ist der Umstand, dass gegenüber der vermehrten Ausdehnung des Stengelgliedes die Primordialblätter nicht einmal das Maass der gewöhnlichen normalen Dehnung erreichen; sie bleiben klein und zusammengefaltet, die Streckung der Blattstiele findet in viel geringerem Maasse statt als im Lichte. Zu einer Zeit, wo schon das zweite Stengelglied sich auf 5—6 cm gestreckt hat (wie im Stadium V), bleiben die Primordialblätter noch zusammengefaltet. Dieses Unterbleiben von Entfaltung und Streckung ist eine Eigenthümlichkeit, welche nicht allen im Dunkeln erzogenen Arten gemeinsam ist; bei dem Mais z. B. entfalten sich die Blätter wie im Lichte und nur die gelbe Farbe unterscheidet sie von normalen Keimpflanzen.

Wenn man so ohne Licht erzogene Keime, die etwa das Stadium IV erreicht haben, dann dem Lichteinfluss aussetzt, so werden sie je nach der Intensität des Lichtes (und der Höhe der Temperatur) in einem oder in 2 bis 3 Tagen grün; und zwar erfolgt das Grünwerden zuerst in der Nähe der grossen Nerven; Pflanzen, welche sich bis zum Stadium V im Finstern entwickelten, zeigen sehr deutlich, dass in ihnen bereits eine durch die verlängerte Nacht herbeigeführte Zersetzung begonnen. In den Primordialblättern zeigen sich einzelne Stellen des Parenchyms abgestorben, es entstehen Löcher in der Blattsubstanz; in diesem Zustande dem Lichte ausgesetzt, werden zu-

<sup>1)</sup> Bei hohen Temperaturen (20—25° R.) aber bis zu 40—45 cm. Zusatz 1892.



erst die jungen noch unentfalteten Blätter des zweiten und dritten Gliedes grün; erst später beginnt an einigen Stellen der Primordialblätter derselbe Prozess, jedoch bleiben einzelne Stellen besonders am Rande gelb und erweisen sich als absterbend; es dauert auch bei hellem Lichte mehrere Tage, bis diese durch zu langen Lichtmangel erkrankten Blätter grün werden; dabei richten sich auch die Stiele auf und die Blätter bekommen ihre normale Stellung.

Es giebt nicht leicht eine Gelegenheit, welche den gewaltigen Einfluss des Lichtes auf die Vegetation so schlagend zeigte, als wenn man eine bis zum Stadium V im Finstern und eine solche im Lichte herangewachsene Bohnenpflanze vergleicht.

Die Thatsache, dass die jüngeren Theile einer vergeilten Pflanze zuerst grün werden, wenn sie an das Licht kommt, ist der Bohne nicht eigenthümlich, sondern allgemein; besonders deutlich trifft dies bei den Blättern vergeilter Maiskeime hervor; wenn dieselben in diesem Zustande ein gewisses Alter erreicht haben, ist der älteste Theil, die Spitze, bereits unfähig grün zu werden, während die jüngeren Theile desselben Blattes gegen die Basis hin, gleich den später entstandenen noch gerollten Blättern schnell grün werden.

Man kann diese Thatsache in folgender Weise theoretisch ausdrücken: Der Lichtmangel hindert die Anlage und erste Ausbildung der Organe nicht, und während einer gewissen Zeit behalten die im Finstern gebildeten Theile die Fähigkeit grün zu werden; bei länger fortgesetzter Dunkelheit aber tritt zuerst die Unfähigkeit noch grün zu werden und endlich sogar eine Zerstörung der Gewebe ein. Diese Zerstörung macht sich zuerst nur im Blattparenchym geltend, endlich ergreift sie aber auch den Stengel, und die ganze Pflanze bietet einen eigenthümlichen Krankheitszustand dar; zuletzt erfolgt völliger Tod aller Theile.

Ich habe noch keine Bohne im Dunkeln sich weiter entwickeln sehen als bis zum Stadium V, d. h. bis zu dem Zustande, wo die Kotyledonen den Keim noch mit Nahrung versorgen. Dies zeigt deutlich, dass die ganze oberirdische Neubildung dieses Stadiums noch zum Keimungsprozess gehört, d. h. noch auf Kosten der in den Kotyledonen enthaltenen Assimilationsprodukte der Mutterpflanze stattfindet.

Das Wurzelsystem vergeilter Keime schien mir immer sehr verkümmert; zumal scheinen solche Wurzeln sehr arm an festen Stoffen, denn sie trocknen beinahe auf nichts zusammen.

### Feuchtigkeit.

Wenn der Same einmal mit Wasser bis zur Turgescenz aller Theile angesogen ist, dann hat für die ersten Keimungsstadien die Feuchtigkeit des Bodens keinen wesentlichen Einfluss mehr, sie wirkt nur insofern sie das Entweichen des schon aufgenommenen Wassers verhindert. Dass in der That

das zuerst bis zur Turgescenz aufgenommene Wasser hinreicht, die Wurzel zur Entwicklung und, was mehr sagen will, zur Streckung zu bringen, geht aus folgenden Versuchen hervor. Ich nahm Bohnen, deren Keimwurzel eben die Schale durchbrach und hing sie an einem Faden in ein Gefäß, auf dessen Boden ein wenig Wasser war, und das dann mit einem Deckel luftdicht verschlossen wurde.

So im dampfgesättigten Raume schwebend entwickelte sich die Wurzel nicht nur, sondern auch die ersten Nebenwurzeln bis zu mehreren Centimeter Länge; andere Samen, welche eben ihre Wurzel 1—2 cm herausgestreckt hatten, wurden mit den Kotyledonen in einen Halter eingeklemmt, der auf einem mit Wasser bedeckten Teller stand und das Ganze mit einer grossen Glasglocke bedeckt. So entwickelten sich die Keime im dampfgesättigten Raume bis zu einem zwischen III und IV (Taf. I) liegenden Stadium, dann fingen sie an zu faulen. Es ist unmöglich zu bestimmen, ob hierbei Aufnahme von Wasserdampf durch die Wurzeln stattfand, denn während dieses Entwicklungszustandes findet bei der Keimung ein bedeutender Gewichtsverlust durch Athmung statt. In habe ähnliche Experimente mit anderen Samen mit gleichem Erfolge gemacht.

Sehr bemerkenswerth ist der Einfluss feuchter Luft auf die normale Ausbildung der oberirdischen Theile. Trockene Luft macht, dass die Blätter klein bleiben, aber sie hindert die Bildung der Blätter nicht. Wahrscheinlich ist der Wasserverlust aus der Blattfläche so bedeutend, dass keine genügende Turgescenz<sup>1)</sup> eintreten kann, um die Dehnung der Zellen zu vermitteln; es ist auch denkbar, dass bei der raschen Abgabe des Wassers und folglich bei eben so rascher Zuführung desselben innerhalb der Zellen die chemischen Vorgänge nicht ruhig thätig sein können. Die trockene und durch Heizung immerfort in Bewegung begriffene Luft eines im Winter geheizten Zimmers genügt, um die Fläche der ersten Blätter auf 2—3 qcm zu reduzieren, während sie bei derselben Temperatur unter einer Glasglocke in feuchter Luft 30 bis 40 qcm Fläche bieten, wenn die Pflanzen das Stadium V erreicht haben. Die retardirende Wirkung in der Entwicklung der Blattfläche macht sich sogleich nach dem Heraustreten der Keimblätter an die Luft bemerklich, und bei feuchtem warmen Boden und warmer aber trockener Luft kann es durch den Mangel an Wasserdampf in derselben so weit kommen, dass die Primordialblätter völlig vertrocknen.

Diese Empfindlichkeit gegen trockene Luft oder, genauer ausgedrückt, diese Fähigkeit so rasch zu verdampfen ohne dem entsprechende Wasserzufuhr von unten, ist eine Eigenthümlichkeit der Bohne; andere Keim-

<sup>1)</sup> Dies ist die erste Andeutung der von mir einige Jahre später aufgestellten Theorie, dass das Wachsthum von der Turgescenz abhängt; diese Theorie ist vielfach missverstanden worden. Zusatz 1892.

pflanzen, in denselben Töpfen, unter gleichen Bedingungen, bleiben dabei gesund.

### Experimente über den physiologischen Zusammenhang der verschiedenen Keimtheile.

#### Ueber die Funktion der Kotyledonen.

Ich erwähnte schon Eingangs, dass eine Art Keimung stattfindet, wenn man einem trockenen Keime beide Kotyledonen abbriecht und ihn dann in feuchte Erde steckt; dass aber solche Keime nur sehr wenig wachsen, kaum 2 cm lang werden; die Primordialblätter werden gar nicht entfaltet, obgleich sie, wenn sie nicht von Erde bedeckt sind, grün werden. Ganz anders ist es, wenn man nur einen Kotyledon abbriecht; dann keimt die Pflanze schnell und wächst weiter als ob nichts geschehen wäre, aber sie bleibt schwächlich und alle Theile kleiner. Schneidet man eine trockene Bohne in der Mitte quer durch (d. h. halbirt man die Kotyledonen), ohne die Keimwurzel zu beschädigen, so keimt sie wie vorhin und liefert eine, wenn auch Kleine, so doch gesunde und wachsthumfähige Pflanze.

Hat man in demselben Boden mehrere keimende Bohnen von gleichem Alter und schneidet man einigen derselben vorsichtig, ohne den zarten Stengel zu verletzen, beide Kotyledonen ab, so bemerkt man schon am nächsten Tage einen Stillstand oder eine Verlangsamung des Wachstums bei den operirten Keimen, welche mehrere Tage anhält; dann erholen sie sich wieder und wachsen gesund weiter, aber die Pflanzen behalten längere Zeit ein zwergartiges sehr zierliches Aussehen, alle Theile sind auf kleinere Maasse reduzirt, aber normal gebildet. Dieser Effekt macht sich in sehr verschiedenem Grade geltend, je nach dem Entwicklungszustande, in welchem sich der Keim bei der Operation befindet; je jünger der Keim, desto störender wirkt sie; schneidet man die Kotyledonen im Alter II ab, so erholen sich die Keime erst nach 1—2 Wochen so weit, um merklich weiter zu wachsen. Die Operation im Zustand III oder zwischen III und IV vorgenommen, bedingt einen Stillstand von nur wenigen Tagen; bei Pflanzen vom Stadium IV und älteren wird die Wirkung noch unmerklich. Folgendes Beispiel wird einen genaueren Begriff von der Wirkung dieser Operation geben:

Eine Pflanze in der Mitte zwischen dem Stadium III und IV stehend wurde, ohne aus dem Boden genommen zu werden, ihrer Kotyledonen beraubt, in demselben Topfe mit ihr blieb eine andere, gleichalterige Pflanze. Als die letztere bis auf 75 cm Stengelhöhe herangewachsen war, war jene erst 18 cm hoch; die Fläche eines Primordialblattes bei der nicht operirten mass jetzt 120 qcm, die eines solchen bei der operirten mass 30 qcm; jene hatte bereits fünf hochgestreckte Stengelglieder, diese erst eines über den Primordialblättern gebildet; das erste gedreite Blatt der operirten war in demselben



Entwicklungsstadium wie das fünfte der gesunden. In demselben Grade war die Wurzelbildung retardirt.

Es findet ein wesentlicher Unterschied statt, je nachdem die operirten Pflanzen in einem Topfe stehend dem zerstreuten Himmelslicht eines Nordfensters oder im freiem Lande dem Sonnenscheine ausgesetzt sind. Jene behalten ihr zwerghaftes Aussehen immer bei, noch nach drei Monaten erkennt man die operirten an ihrem schwächlichen Aussehen; die im freien Lande dagegen werden in 2—3 Wochen so stark, dass man sie von den nicht operirten nicht mehr unterscheiden kann; ich sah viele solcher Bohnenpflanzen, die ich im Frühjahr der Kotyledonen beraubt hatte, als sie im Stadium III standen, im Spätsommer reife grosse Früchte trugen, deren Samen völlig normal und keimfähig waren.

Ich ziehe aus allen diesen Erscheinungen den Schluss, dass die in den Kotyledonen enthaltenen Stoffe während der Keimung in die junge Pflanze übergehen und ihre schnelle Vergrösserung und die rasche Folge der Neubildungen bewirken; dass dieser Uebertritt der Nahrungsstoffe aus den Kotyledonen in die Pflanze eine verschiedene Bedeutung hat in den ersten und in den letzten Stadien der Keimung: in den ersten Stadien ist die Pflanze von diesen Assimilationsprodukten der Mutterpflanze ganz und gar abhängig; in den letzten Stadien hingegen dienen dieselben nur dazu, ihr mehr Kraft zu geben; es geht ferner aus diesen Versuchen hervor, dass die Keimpflanze schon zu einer Zeit, wo die Kotyledonen noch sehr viel Nahrungsstoffe enthalten, im Stande ist, selbstständig zu assimiliren, denn wäre dies nicht der Fall, so müssten die im Stadium III operirten Pflanzen später eingehen; ferner: die Pflanze wird um so stärker und grösser, je mehr sie von der mütterlichen Mitgift zu verzehren hat; eine solche von zwei Kotyledonen ernährt, wird grösser als eine von einem Kotyledon ernährte, und eine solche wieder stärker als eine, die man frühzeitig beider beraubte; es folgt ferner, dass unter dem Einflusse der direkten Sonnenstrahlen die Assimilation der Keimpflanze energischer stattfindet, bis zu dem Grade, dass die Wirkung der Operation ganz aufgehoben wird.

#### Ueber die Plumula (Keimspross).

Wenn man einem Keim, welcher soeben die Erde durchbricht, das erste Stengelglied mit den Primordialblättern abschneidet, so tritt eine merkwürdige Erscheinung ein. Die in den Achseln der Kotyledonen befindlichen Knospen nämlich fangen in kurzer Zeit an zu treiben, aber sie bilden sich nicht zu normalen Zweigen aus, diese Zweige werden so breit, dass sie bandartig aussehen, und tragen eine grosse Zahl von Vegetationspunkten, an denen sich eine Menge sehr kleiner Blättchen entwickelt; dabei wird gewöhnlich eine Seite stärker, so dass sich die bandartigen Zweige wurmförmig krümmen; zuweilen geht dies so weit, dass von der dadurch ver-

anlassen Spannung das Gewebe quer durchreißt; in anderen Fällen gewinnt der primäre Vegetationspunkt des fasciirten Achselsprosses endlich das Uebergewicht, es bilden sich normale Blätter und indem sich der zugehörige Theil der Fasciation verstärkt und streckt, wird der übrige Theil der fleischigen Masse zerrissen und bleibt in Fetzen an dem nun erstarkten untersten Gliede des Achseltriebes hängen.

So viel mir bekannt, ist dies das erste Beispiel von willkürlicher Hervorrufung einer Fasciation und es liegt nahe, die Ursache dieser wunderlichen Missbildung in einem Uebermass von Nahrungszufuhr in die noch sehr jugendlichen Achselknospen der Kotyledonen zu suchen, was nur dann geschieht, wenn der Mitteltrieb (die Plumula) weggenommen ist; so lange diese vorhanden ist, findet die aus den Kotyledonen herbeigeführte Nahrung ihren natürlichen Verbrauch zum Theil in der Ausbildung der schon vorhandenen Organe, zum Theil in der Neubildung von solchen; fehlt dagegen der Mitteltrieb, so treten die schon assimilirten Stoffe der Kotyledonen in die noch ganz unfertigen Achselknospen, und da sie hier noch keine angelegten Organe finden, so veranlassen sie eine unregelmäßige und übermäßige Neubildung von Vegetationspunkten. Zur Wiederholung dieser interessanten Experimente empfehle ich es als besondere Bedingung des Gelingens, dass man die Plumula zerstöre, so lange sie noch zwischen den Kotyledonen liegt<sup>1)</sup>.

Nimmt man den Mitteltrieb später weg, so tritt gewöhnlich keine solche Fasciation mehr auf, und die beiden Achselknospen der Kotyledonen entwickeln sich dann zu normalen kräftigen Zweigen mit gedrehten Blättern.

Nimmt man den Mitteltrieb über den Primordialblättern etwa im Stadium IV hinweg, so treiben die Achselknospen derselben aus, aber ich beobachtete in diesem Falle niemals eine Missbildung.

### Blätter.

Schneidet man die Primordialblätter gleich nach dem Auftauchen des Keimes ab, so wächst der Mitteltrieb weiter; er ist jedoch geschwächt und erholt sich erst langsam; nimmt man dann noch die folgenden Blätter der Reihe nach ab, wie sie sich zu entfalten beginnen, so dass die Pflanze zu keiner Zeit eine erhebliche Blattfläche hat, so wird sie dadurch in ebenso hohem Grade geschwächt, als ob man ihr die Kotyledonen genommen hätte.

Die Wirkung dieser Operation erstreckt sich sogar auf die Wurzelbildung, welche dadurch auf ein Minimum herabgedrückt wird.

Meine Versuche in dieser Richtung sind noch zu wenig zahlreich, um zu einem bestimmten Schlusse zu führen.

<sup>1)</sup> Diese wichtige Wahrnehmung ist, obgleich seitdem über 30 Jahre verstrichen, wenig beachtet worden, obgleich sie helles Licht auf die Ursachen der so häufigen Fasciationen der verschiedensten Pflanzenarten wirft. Zusatz 1892.

## Mikroskopische und chemische Veränderungen während der Keimung.

In diesem Paragraph, der den Hauptgegenstand dieser Arbeit behandelt, habe ich nicht die Absicht, die Entwicklungsgeschichte der Zellen, Gefässe, ihrer Häute und Verdickungen, ihrer Theilungen und Streckungen durch neue Thatsachen zu vermehren. Die Botanik ist reich an Arbeiten dieser Art, und ich hätte diesen Reichthum wohl noch durch einige kleine Zuthaten vermehren können. Meine Absicht geht aber dahin, in möglichst einfachen Zügen ein Gesamtbild der gleichzeitigen Entwicklungsvorgänge im Bohnenkeim zu entwerfen. Ich habe den Versuch gemacht, zu zeigen, wie die Formveränderungen mit den chemischen Hand in Hand gehen, die Auflösung, Wanderung und endliche Ablagerung der mütterlichen Assimilationsprodukte während der ersten Ausbildung des neuen Individuums. Ich habe mich, was die chemischen Veränderungen anbetrifft, nur auf die Angabe solcher Erscheinungen beschränkt, mit denen sich eine bestimmte Vorstellung verbinden lässt, alles kleinliche Detail, welches in keiner unmittelbaren Beziehung zum Gesamtbilde steht, hier ausgelassen. Speziell habe ich dagegen meine Aufmerksamkeit auf die Vertheilung der sicher nachweisbaren Stoffe gelenkt; denn dieser bisher so sehr vernachlässigte Gegenstand ist, wie mir scheint, am ehesten geeignet, eine klare physiologische Einsicht vorzubereiten; einerseits muss man zugeben, dass der Lebensprozess gerade in den Stoffen des Zelleninhaltes unmittelbar stattfindet, wogegen die erstarrten Formen der Zellhäute nur als die jeweiligen Produkte desselben anzusehen sind; andererseits müssen aus der Art und Weise, wie die Stoffe neben und nach einander erscheinen, sich gewisse Beziehungen offenbaren, aus denen man auf ihren Ursprung und auf ihre Wirkungen im Entwicklungsgange des Gesamtlebens schliessen kann; es ist sogar möglich, dass durch eine genaue Kenntniss der Art und Weise, wie die Stoffe in den Geweben auftreten, sich vertheilen und endlich verschwinden, dem Chemiker ein Kriterium geboten wird, wonach er seine im Laboratorium studirten Stoffe nun als Bestandtheile eines lebendigen Organismus beurtheilen kann. Das genaueste Studium der Zersetzungsprodukte, Umwandlungen, die Kenntniss der chemischen Formeln ist doch immer nur Chemie, keine Physiologie; der Chemiker kann uns nur sagen, was in der Pflanze möglich ist; welcher von den möglichen Fällen stattfindet, kann dagegen nur durch direkte Beobachtung an der lebenden Pflanze entschieden werden. Gerade die höchsten organischen Verbindungen, an denen sich unmittelbar der Gestaltungsprozess der Pflanze vollzieht, die Eiweissstoffe und Kohlehydrate, die allgemein verbreiteten Zellenstoffe haben der Chemie bisher so viele Schwierigkeiten gemacht, dass wohl der Gedanke erlaubt ist, die Physiologie könne hier der Chemie auf die rechte Bahn verhelfen. Was ich in dieser Beziehung zu bieten im Stande bin, ist allerdings nur ein erster Anfang, und wenn ich



diesen sehr zeitraubenden und mühsamen Arbeiten einen Werth beilegen darf, so liegt er weniger in den neuen Thatsachen, als in der Methode sie zu finden und darzustellen. Hätte ich hier die sehr zahlreichen Farbenskizzen über die morphologischen und chemischen Zustände der Gewebe beifügen können, so hätte diese Arbeit wohl an Uebersichtlichkeit und Genauigkeit gewonnen, sie wäre aber allzu umfangreich geworden; ich muss daher bitten, die beigegebenen Tafeln nur als beispielsweise zur nothdürftigsten Orientirung dienend zu betrachten<sup>1)</sup>.

### Das erste Erwachen des Lebens im Keime

macht sich lange vorher im Inhalt der Zellgewebe geltend, ehe noch das Austreten des Würzelchens aus der Samenschale als äusseres Kennzeichen des Keimungsaktes auftritt. Wenn man einen trockenen Samen in feuchte Erde von 15—20° R. gelegt hat, so findet man im Embryo schon nach 24 Stunden das ganze Gewebe des Markes und der Rinde, das Blattparenchym und die Zellen der Blattstiele mit sehr kleinen Stärkekörnchen angefüllt. Schon nach 18stündigem Liegen in der Erde bemerkt man in der Nähe der Kotyledonen-Ansätze eine beträchtliche Zunahme des Stärkegehaltes der Zellen in Rinde und Mark. Die Stärke verbreitet sich von den Kotyledonen ausgehend theils nach oben in das erste Stengelglied, theils nach unten bis zur Wurzelspitze. Diese überraschend schnelle Wanderung der Stärke ist nothwendiger Weise mit einer theilweisen Auflösung der in den Kotyledonen enthaltenen Körner und nachherigem Niederschlag dieses aufgelösten Stoffes in den Zellen der Achse verbunden. Ich kam auf den Gedanken, dass es möglich wäre, bei diesem Vorgange gelöste Stärke in den Zellen, welche diese Wanderung vermitteln, aufzufinden; aber alle angewandte Mühe blieb vergeblich; man findet jetzt wie später die Stärke immer nur in Körnchengestalt, und dennoch muss sie in Gestalt einer Lösung von Zelle zu Zelle gehen<sup>2)</sup>.

Besonderes Gewicht glaube ich auf den Umstand legen zu müssen, dass weder jetzt noch später in den Zellen des produzierenden Gewebes und

1) Diese dem Originaltext beigegebenen Tafeln geben in der That kaum den 20. Theil der vor 33 Jahren hergestellten Abbildungen wieder; sie waren auf eine Monographie von grossem Umfang berechnet. Zusatz 1892.

2) Dass diese Veränderung in der Bildung von Zucker besteht, der sich zeitweilig immer wieder in Stärke zurückverwandelt, unterliegt ja gegenwärtig keinem Zweifel mehr, war aber zur Zeit meiner Untersuchungen noch keineswegs sicher gestellt; der auf diesem Gebiet orientirte Leser wird meine thatsächlichen Angaben mit unseren jetzigen Kenntnissen in Einklang finden. Indess ist zu beachten, wie meine Untersuchung zeigt, dass das Lösungsprodukt der Stärke, also der Zucker, sich zu gewissen Zeiten als Zucker im Gewebe anhäuft, zu anderen Zeiten aber sofort wieder Stärke bildet. Zusatz 1892.

in der Epidermis Stärke zu finden ist. Auch in den aus produzierendem Gewebe bestehenden Strängen der Kotyledonen findet man niemals eine Spur von Stärke.

Der Erguss von Stärke aus den Kotyledonen in die Keimachse dauert nun fort während der ganzen Keimungsperiode, und in dem Maasse als der Keim wächst, nimmt die Stärke in den Zellen der Kotyledonen ab; jedoch wird diese Abnahme erst im III. und IV. Stadium an mikroskopischen Schnitten bemerklich. Man überzeugt sich leicht, dass die Auflösung und der Abfluss der Stärke zuerst in den Zellen des Kotyledons, die der Keimachse zunächst liegen, stattfindet. An der Basis der Kotyledonen findet man nicht nur die meisten in Auflösung begriffenen Stärkekörner, sondern in den späteren Stadien (IV—V) ist die Basis dieser Behälter bereits ganz leer von Stärke, während in den Vordertheilen derselben noch zahlreiche und nicht korrodirte Körner liegen.

In Bezug auf die Funktion der verschiedenen Gewebeformen<sup>1)</sup> und der in ihnen enthaltenen Stoffe ist der Umstand von Gewicht, dass die Stärke zuerst in denjenigen Zellen des Kotyledonparenchyms aufgelöst wird und verschwindet, welche am weitesten von den Strängen des produzierenden Gewebes entfernt sind, in den grossen Zellen, welche zwischen diesen Strängen und zwischen ihnen und der Epidermis liegen. Im Stadium IV findet man diese Zellen bereits völlig entleert, dagegen sind die Zellen, welche die produzierenden Stränge unmittelbar umlagern, noch dicht angefüllt mit grossen und nicht korrodirten Stärkekörnern. Man kann in diesem Zustande den Kotyledon bezeichnen als eine leere Parenchymmasse, welche durchzogen ist von den Strängen produzierenden Gewebes, die ihrerseits umhüllt sind von einer aus Parenchymzellen bestehenden Scheide, deren Zellen voll Stärke sind; erst ganz zuletzt im Stadium V verlieren auch diese Zellen ihre Stärke, jedoch nicht immer vollständig; denn selbst in den schon abgefaulten Kotyledonen findet man zuweilen um die Bündel herum noch einzelne Körner in den Zellen.

Ich glaube, dieses Verhalten liefert den strengsten Beweis dafür, dass die aufgelöste Stärke in den Parenchymzellen selbst fortgeleitet und in den Keim übergeführt wird; denn wären die Stränge die Wege dieser Fortführung,

<sup>1)</sup> Diese hier angeregten Fragen habe ich später in einer längeren Abhandlung: „Ueber die Leitung der plastischen Stoffe in verschiedenen Gewebeformen“ (Flora 1863, No. 3, 4, 5) ausführlicher behandelt. Zugleich möchte ich bemerken, dass die vorliegenden Untersuchungen über die Keimung der Bohne in den Jahren 1857 und 1858 gemacht und im Winter zu 1859 geschrieben wurden. Nägeli's Werk über die Stärkekörner erschien 1858 und wurde mir erst während des Druckes meiner Abhandlung bekannt; dasselbe enthält jedoch wenig oder nichts von den Beziehungen der Stärke zum Wachsthum der Organe, die ich damals untersuchte. Zusatz 1892.

so bliebe es ganz unbegreiflich, warum gerade in ihrer Nähe die Körner am längsten liegen bleiben.

Die erste Veränderung, welche sich in den Stärkekörnern der Kotyledonen bei der Keimung zeigt, besteht darin, dass sich der innere Spalt mit Flüssigkeit füllt. Alsdann vergrössert sich das Lumen des Spaltes, seine Ränder nehmen ein zerfressenes Aussehen an und häufig sieht man von der inneren Höhlung aus einzelne Kanäle nach aussen verlaufen; endlich wird die innere Höhlung so gross und die Kanäle dringen bis zur Oberfläche, dass nun das Korn zerfällt zuweilen in grössere Stücke, zuweilen sogleich in viele kleine zerbröckelt. Solche Bröckchen grösserer korrodierter Körner findet man in grosser Anzahl in den Zellen der Kotyledonenbasis in dem Stadium II—IV. Eben solche findet man jederzeit in den Spitzen der Kotyledonen. Man sieht in derselben Zelle immer ganze Körner mit zerfressenen zusammen, und zwar ist die Anzahl der letzteren im Verhältniss zu jenen immer gering, ein Umstand, der mir darauf hinzuweisen scheint, dass einerseits der Stoff, welcher die Lösung bewirkt, immer nur in geringer Quantität zugegen ist, während andererseits die einmal aufgelöste Stärke sogleich weiter geführt wird.

Während dieser äusseren Veränderungen findet auch eine innere chemische Aenderung statt. Die Körner des trockenen Samens nämlich färben sich mit Jodlösung dunkel-violett bis zum Undurchsichtigen; die Körner eines keimenden Samens dagegen nehmen mit derselben Lösung in derselben Menge versetzt, eine weinrothe helle Färbung an. — Durch diese Reaktion wird in der That nur dieser Uebergangszustand bezeichnet, denn die im Keime wieder deponirte Stärke reagirt auf Jod wieder dunkel-violett mit derselben Jodlösung.

Zugleich mit der Stärke, werden auch die im Parenchym der Kotyledonen enthaltenen Eiweisstoffe aufgelöst und fortgeführt. An Quer- und Längsschnitten derselben, welche man nach der von mir angegebenen Methode mit Kupfervitriol und dann mit Kali behandelt, überzeugt man sich, dass die albuminösen Materien im IV. Stadium bereits aus dem Parenchym der Kotyledonen fast ganz verschwunden sind, während die Epidermiszellen und die Stränge noch damit gefüllt sind, diese werden violett.

Auch eine Wanderung der mineralischen Stoffe der Kotyledonen in den Keim findet statt. Wenn man dünne Schnitte aus dem Kotyledon einer im Stadium II befindlichen Pflanze auf einem Platinblech ausgebreitet und dann von unten mit einer Spiritusflamme stark erhitzt, so bleibt ein weisses ziemlich voluminöses Aschenskelet aller Zellen übrig, welches unter der Loupe einen sehr zierlichen Anblick darbietet; ein eben so dicker Schnitt aus dem Kotyledon einer Pflanze im Stadium V dagegen hinterlässt nach dem Verbrennen auf dem Platinblech gewissermassen nur einen Hauch von Asche.



Da, wie ich noch später zeigen werde, Asehe in den Zellhäuten selbst eingelagert ist, so geben also auch diese bei der Keimung etwas zur Neubildung der Organe her.

Zucker tritt in der Keimaehse auf, schon wenn der Same erst 24 Stunden in warmer feuchter Erde lag und wenn die Wurzel noch nicht ausgetreten ist. Behandelt man einen Längsschnitt der Keimaehse erst mit Kupfervitriol und kocht ihn dann in Kalilauge, so findet in den Zellen des Markes zwischen den Kotyledon-Ansätzen, im Mark und in der Rinde des ersten Gliedes ein reichlicher Niederschlag von rothem Kupferoxydul statt.

Erst in späteren Zuständen, wo die ganze Achse Zucker enthält, findet man auch in der Basis der Kotyledonen Spuren davon, niemals in der Mitte oder Spitze derselben. Sobald die Keimwurzel um 1—2 mm aus der Schale herausgetreten ist, enthält Mark und Rinde der ganzen Achse Zucker.

Um diese Zeit füllen sich auch die Gerbstoffgefäße des produzierenden Gewebes zwischen den Kotyledonen mit Gerbstoff; von hier aus steigt dieser Prozess einerseits gegen die Terminalknospe hin, andererseits verbreitet er sich in die Stränge der Kotyledonen hinein.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal, was in dem Samen stattgefunden hat bis zu dem Moment, wo die Wurzelspitze die Haut durchbricht, ein Moment, den man bisher als den Beginn der Keimung bezeichnete, so finden wir, dass unterdessen alle Zellen des Keims thätig gewesen sind; das ganze Parenchym der Aehse hat sich mit Stärke gefüllt, im Mark und Rinde ist Zucker entstanden, und im produzierenden Geweberohr haben sich die Gerbstoffgefäße mit Gerbstoff gefüllt. Dagegen hat bis zu diesem Moment noch keine Neubildung stattgefunden, und nur das hypokotyle Glied hat sich gestreckt.

### Veränderungen bis zum Stadium II. (Fig. 31.)

Zu der Zeit, wo die Keimwurzel 2—3 em lang geworden ist, erhebt sich auch die Terminalknospe schon ein wenig und rechts und links zeigen sich Hügel, die jungen Blattanlagen. Die weitere Ausbildung derselben geht rasch fort, und sobald man die ersten Spuren der Seitenwurzeln in der Rinde der Hauptwurzel bemerkt, ist auch schon das erste gedreite Blatt mit seinen drei Theilen fertig angelangt, und mehrere neue Blattanlagen umgeben den Vegetationspunkt. Unterdessen sind auf der Oberhaut des hypokotylen Gliedes und der ganzen Plumula, auf beiden Blattseiten und auf den Oberflächen der neuen Blattanlagen die Haare gleichzeitig an allen diesen Theilen entstanden; sie erscheinen sämmtlich um die Zeit, wo die Wurzel 2—3 em lang sind und die ersten Blattanlagen auftreten, in Gestalt von einfachen Papillen; im Stadium II sind dieselben schon der Gestalt nach fertig angelegt; die einen bestehen aus einer langen hakenförmig gekrümmten Zelle,

die anderen aus einem vierzelligen Köpfchen, das auf einem dreizelligen Stiele sitzt; beide Formen sind ungesetzmässig an allen Theilen unter einander gemischt.

Gleichzeitig mit den Haaren sind in den Leisten des produzierenden Geweberohres die ersten sehr engen Spiralgefässe entstanden. Wenn die Wurzel 2—3 cm lang ist, kann man sie vom hypokotylen Gliede bis hinauf in die Nerven der Primordialblätter verfolgen, und in den „produzierenden Strängen“ der Kotyledonen steigen sie von der Basis aus bis etwa zur Mitte ihrer Länge. Auf dem Punkte angelangt, den ich als Stadium II bezeichne, durchziehen die Spiralgefässe alle Leisten und Stränge des produzierenden Gewebes und gehen bereits bis in die neugebildeten Blattanlagen hinein.

In der Wurzel treten gleich anfangs getüpfelte Gefässe auf, welche in dicht gedrängten Bündeln die vier Leisten des produzierenden Wurzelgewebes durchziehen und ziemlich weit oberhalb der Wurzelspitze endigen. Die auf der äusseren Seite der produzierenden Wurzelleisten entstandenen Nebenwurzeln I. Ordnung sind noch ohne Gefässe. Die Spiralgefässe des Stengels und der Blätter sind schon leer; die getüpfelten der Wurzel sind viel weiter und enthalten noch Flüssigkeit, denn sie werden sich noch um das zwei- bis dreifache ausdehnen.

Während diese Neubildungen bis zum Stadium II auftraten, finden nun auch wesentliche Aenderungen in den Stoffen der verschiedenen Gewebeformen statt. Als die Wurzel eben die Schale durchbraeh, enthielt alles Parenchym viel feinkörnige Stärke; in dem Momente aber, wo der oberste Theil der neugebildeten Wurzel sich streckt, verschwindet beinahe alle Stärke aus diesem Theile, nur die das produzierende Gewebe desselben umgebende Zellschicht ist noch voll davon. Die Wurzelhaube, das Mark und die Rinde der Wurzelspitze, alles Parenchym des hypokotylen Gliedes und der Plumula ist noch voll von Stärke; besonders hervorzuheben ist es, dass die Stärke bis in die jüngsten eben erst angelegten Blätter hineingeht, und in den von Zwischenräumen umgebenen Zellen des Markes unmittelbar unter der Terminalknospe niemals fehlt. In der Oberhaut und ihren Haaren, in dem produzierenden Geweberohr und in den Strängen findet man auch jetzt keine Stärke; dagegen sind alle Zellen dieses von Luft führenden Zwischenräumen freien Gewebes mit Eiweissstoffen angefüllt, sie sind nach Behandlung mit Kupfervitriol und Kali mit einer violetten Flüssigkeit gefüllt.

Der Zucker scheint sich während dieser Periode in der Rinde der ganzen Achse bedeutend gemehrt zu haben, auch ist das Mark von der Wurzelspitze bis hinauf zu den Blättern reich an diesen Stoffen. Weder jetzt noch später lässt sich in dem produzierenden Gewebe, in der Epidermis und ihren Haaren, noch in der Terminalknospe oder in den Wurzelanlagen eine Spur von Zucker nachweisen; alle diese Theile werden mit Kupfervitriol und Kalilauge dunkel-violett und geben keinen Niederschlag von rothem Kupferoxydul.

Der Gerbstoff erfüllt jetzt alle Gerbstoffgefäße, welche schon im ruhenden Samen vorhanden waren, und schon haben sich neue solcher Gefäße in der Terminalknospe gebildet und mit Gerbstoff gefüllt, sie setzen die Reihen der älteren nach oben fort; nach unten, d. h. unterhalb des hypokotylen Gliedes werden keine Gerbstoffgefäße gebildet; die eigentliche Wurzel führt bei der Bohne niemals Gerbstoff in der ersten Vegetationsperiode.

Die Ablagerung von Cellulose in den Bastzellen hat noch nicht angefangen, die Bastzellen des Stengels sind noch sehr dünnwandig, und die der Wurzel werden eben erst angelegt; in der Wurzel entstehen die Bastbündel zwischen den Leisten innerhalb des produzierenden Geweberohres.

Das Cambium ist im Stadium II schon überall in Thätigkeit im hypokotylen Gliede und im Stengel ist die Zellschicht zwischen den Gerbstoffgefäßen und den Spiralgefäßen in Theilungen (parallel der Peripherie) begriffen; in der Wurzel dagegen sind es nur vier Zellenstränge innerhalb des produzierenden Rohres, welche zwischen den Leisten innerhalb der jungen Bastbündel liegen; aus diesen vier Cambiumsträngen gehen die vier neuen sekundären Gefäßbündel hervor.

Während das Mark um diese Zeit durch den Gehalt an Stärke,

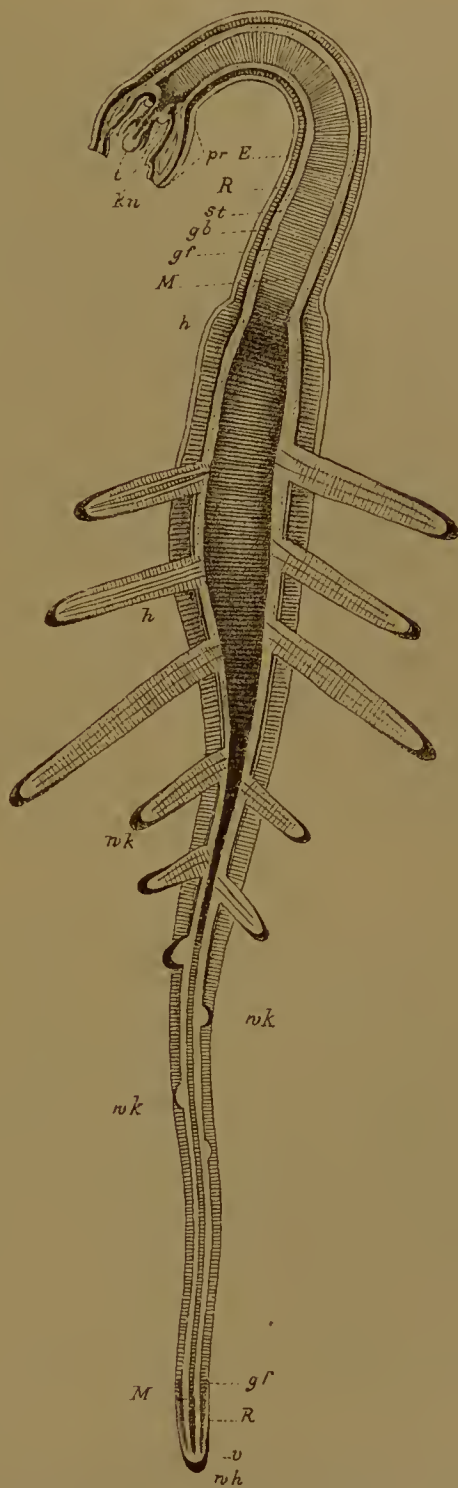


Fig. 32.

Längs-Schnitt durch die Keimaehse im Stadium III. Die Buchstaben wie in Fig. 28; die grobe Schraffirung bedeutet Zucker im Parenchym; die schwarze Punktirung bedeutet Stärke, ebenso die schwarzen Kappen der Wurzeln.

Alle mit Querschraffirung bezeichneten, zuckerhaltigen Theile sind in Streckung begriffen.



Zucker, die Rinde durch Stärke allein, die produzierenden Gewebe durch Eiweisstoffe charakterisirt sind, ist es die Epidermis und ihre Zellen durch einen anderen unbekannten Stoff, welcher mit Kali sowohl als mit c. c. Schwefelsäure eine intensiv schwefelgelbe Flüssigkeit gibt. Dieser Stoff tritt in der Epidermis und den Haaren schon vor dem Stadium II auf und bleibt darin während der ganzen Lebensdauer.

Die Primordialblätter enthalten im Stadium II Stärke in allen den Zellen, zwischen welchen Luft führende Räume verlaufen. Haare, Epidermis und produzierendes Gewebe, sowie auch die in Theilung begriffene und noch fest zusammenschliessende zweite Parenchymschichte sind frei davon; Zucker und Dextrin sind hier nicht nachzuweisen.

In den Blättern, die noch ganz zwischen den Kotyledonen liegen, ist bis jetzt kein Chlorophyll; die Zellen sind mit einem farblosen Plasma gefüllt, welches die Zellwände auskleidet und die Kerne umgibt. Wenn man dünne Schnitte aus diesem Gewebe mit c. c. Schwefelsäure behandelt, so färbt sich das Plasma in kurzer Zeit schön spangrün in den Zellen der beiden oberen Schichten. Ich habe in der ersten Nummer der „Lotos“ 1859 zu zeigen gesucht, dass diese Reaktion das Vorhandensein eines Chromogens anzeigt, aus welchem sich das Chlorophyll bildet; dieses Chromogen ist also schon jetzt vorhanden; in der That werden auch schon jetzt Blätter grün, wenn man sie dem Lichte aussetzt<sup>1)</sup>.

#### Veränderungen bis zum Stadium IV.

Die Zeit zwischen dem Stadium II und IV ist hauptsächlich durch die Ausdehnung der schon angelegten Nebenwurzeln I. Ordnung, durch die Streckung und Aufrichtung des Stengels charakterisirt; in der Hauptwurzel finden jetzt keine wesentlichen Aenderungen statt.

Während die Nebenwurzeln I. Ordnung die Rinde der Hauptwurzel durchbrechen und sich strecken, tritt in den schon angelegten vier Gefässbündeln Erweiterung der schon vorhandenen und Neubildung anderer Gefässe ein; die Gefässe verdicken sich rasch.

Die Zellen der ebenfalls schon angelegten vier Bastbündel verdicken sich sehr schnell; bis zum Stadium IV findet keine Anlage neuer Bastbündel statt.

Die innerste Schichte des Wurzelrindenparenchyms fängt gegen das Stadium IV hin an, sich dadurch auszuzeichnen, dass in ihren Zellen grosse Krystalle sich ablagern, ein Vorgang, der nur dieser Zellschichte eigen ist.

Der innere Bau der Nebenwurzeln I. Ordnung ist dem der Haupt-

1) Folgt in der Originalabhandlung eine Tabelle über die Formen und chemischen Bestandtheile der jungen Keimpflanze. Zusatz 1892.

wurzel gleich, sie treten horizontal oder ein wenig abwärts gerichtet hervor und erst bei weiterem Waechsthum biegen sie ein wenig nach unten.

Im hypokotylen Gliede bildet sich jetzt ein aus getüpfelten Gefässen und schnell sich verdickenden Holzzellen bestehender Cylinder.

Das erste Stengelglied streckt sich, wie erwähnt, zuerst im unteren Theile, und dann Schritt für Schritt in den nächst oberen Theilen; die Parenchymzellen ändern dementsprechend ihre Grösse und Gestalt; in dem Maasse, wie in einem Querschnitt die Streckung aufhört, findet Verdickung der schon angelegten weiten Gefässe statt, die sich nun zu getüpfelten ausbilden; gleichzeitig damit verdicken sich die ebenfalls schon vorhandenen Holzzellen zwischen den Gefässbündeln und den Bastzellen; diese letzteren jedoch verdicken sich im Stengel viel langsamer als in der Wurzel. Ueberhaupt haben Gefässbündel, Holz, Bast im Stengel im Stadium IV noch ein jugendliches Aussehen, während diese Theile in der Hauptwurzel bereits ihre definitive Bildung besitzen; und je höher man im Stengelglied von unten nach oben geht, desto jugendlicher sind die Elemente.

An den Blattstielen bilden sich zwischen den Stadien II und IV die Bewegungsorgane aus; sie sind anfangs dünner als der Stiel, erst nach dem Stadium IV werden die unteren dicker.

In den Blattstielen und Nerven sind die Elemente der Gefässbündel und des Bastes noch jugendlicher als im oberen Stengelglied.

In den beiden oberen Parenchymsschichten der Lamina finden bis dahin die letzten Theilungen (senkrecht zur Fläche) statt, daraus geht das Palissadengewebe, aus sehr schmalen, langen Zellen bestehend, hervor; erst nach dem Stadium IV erhalten diese Zellen ihre letzte Dehnung.

Die Epidermiszellen haben sich während der sehr bedeutenden Streckung der Theile, welche sie überziehen, nicht wesentlich vermehrt; sie haben sich in demselben Maasse wie die Rindenzellen ausgedehnt; am Stengelglied hat diese Ausdehnung vorzüglich im Sinne der Längsachse stattgefunden; hier wie bei anderen Geweben ist der definitiv grösste Durchmesser der Zellen derjenige, welcher nach beendigter Theilung der kleinste war.

Die Haare, schon vor dem Stadium II angelegt, verdicken sich jetzt ein wenig.

Auch die Oberhautzellen der Lamina, obwohl sich diese sehr ausdehnt, vermehren sich seit dem Stadium II nicht mehr. Die Ausdehnung dieser Oberhautzellen in verschiedenen Richtungen ist aber verschieden, anfangs grenzten sie mit ebenen Wänden aneinander; nach und nach werden diese Ebenen wellig, und im Stadium IV greifen die Oberhautzellen der Lamina mit stark ein- und ausspringenden Winkeln ineinander. Auf den Nerven dagegen behalten sie die ebenen Wände wie am Stengel.

Die Leisten auf der Oberseite der Nerven sind Hautgebilde, sie entstehen schon vor dem Stadium II und erhalten ihre Vollendung bis zum Stadium IV.

Die Spaltöffnungen sind die letzte Neubildung auf den im ruhenden Keime schon angelegten Theilen; sie entstehen erst zwischen den Stadien III und IV; es ist, so viel mir bekannt, eine noch unbekannte Thatsache, dass sie auf den vergeilten Theilen einer im Dunkel erwachsenen Bohne nicht entstehen. Ihre Anlage und Ausbildung dauert lange Zeit fort, noch zwischen IV und V bilden sich neue auf der Lamina zwischen den schon fertigen Spaltöffnungen.

Die Stärke fährt fort aus den Kotyledonen in die Keimachse überzugehen. Mark und Rinde des hypokotylen Gliedes sind seit dem Beginn der Keimung bis zum Stadium IV immerfort damit erfüllt. Im gestreckten Theil der Hauptwurzel ist dagegen die Stärke ganz verschwunden. Mark und Rinde der Wurzelspitze aber enthalten noch ein wenig; die Nebenwurzeln enthalten niemals Stärke in Mark und Rinde, dagegen sind ihre Wurzelhauben gleich der Wurzelhaube der Hauptwurzel jetzt und während des ganzen Lebens mit Stärke erfüllt. Die untere Hälfte des sich streckenden Stengelgliedes verliert ihre Stärke aus Mark und Rinde schon zwischen den Stadien II und III. Um diese Zeit enthält die Rinde und die äusseren Markzellen des oberen noch ungestreckten Theiles des Gliedes noch viel Stärke; aber auch hier verschwindet sie, sobald dieser Theil sich streckt und gerade aufrichtet. So lange die Blätter noch zusammengefaltet sind und die Stiele noch nicht auseinander gebogen sind, enthalten Mark und Rinde derselben viel Stärke, sobald dieses aber stattgefunden hat, ist auch die Stärke hier verschwunden; um dieselbe Zeit, wo die Dehnung der Lamina anfängt bedeutender zu werden, verschwindet auch aus den unteren Schichten ihres Parenchyms die Stärke. Zuletzt enthält nur noch Mark und Rinde des neu entstandenen Stengelgliedes und die jungen Blätter eine Spur von Stärke, die aber auch zugleich mit beginnender Streckung dieser Theile verschwindet.

So ist im Stadium IV ausser dem hypokotylen Gliede alles Parenchym frei von Stärke; aber in den Kotyledonen ist noch eine bedeutende Quantität desselben enthalten, die fortwährend in das hypokotyle Glied übertritt. Von hier aus scheint sie durch eine einzige Zellschicht in die oberen Theile hinaufgeführt zu werden; diese Zellschicht umgibt das produzierende Geweberohr des Stengels und die Aussenseite der produzierenden Stränge in den Blattstielen und Nerven; sie ist dieselbe Schicht, welche schon im ruhenden Keime aus kubischen Zellen bestehend, das produzierende Gewebe von dem Rindenparenchym abgrenzte. Diese Zellen haben sich jetzt gestreckt, sind aber kleiner als die Rindenzellen (Fig. 30 st).



Diese Zellschichte habe ich bei allen von mir untersuchten Keimen wiedergefunden, überall führte sie noch Stärke zu einer Zeit, wo sie aus allen anderen Geweben verschwunden war, und was besonders merkwürdig ist, sie führt bei der Keimung ölhaltiger Samen die Stärke, welche sich aus dem Oel bildet. Daher nenne ich diese Schicht den Stärkering oder Stärkescylinder (Stärkeschicht).

Eine ähnliche Schicht umgibt auch das produzierende Geweberohr der Wurzel bei allen phanerogamen Keimen, die ich bisher untersucht habe, jedoch verschwindet in der Wurzel die Stärke auch aus dieser Schicht schon sehr früh. Die Stärkeschicht setzt sich auch in die neu angelegten Stengelglieder und Blätter hinauf fort. Ich halte die Stärkeschicht für dieselbe Schicht, welche Caspari als Schutzzellenscheide bezeichnet.

Die Stärkeschicht führt nur so lange Stärke als in den Kotyledonen und im hypokotylen Gliede noch solche enthalten ist; erst dann, wenn die Kotyledonen entleert sind, verschwindet sie auch allmählich aus dem Stärkering; dies geschieht um die Zeit des Stadium V, wo die ganze Bohnenpflanze von disponibler Stärke befreit ist.

Aus dem Umstand, dass die Stärke aus der Stärkeschicht erst dann verschwindet, wenn auch in den Kotyledonen keine Stärke mehr vorhanden ist, aus dem Umstande ferner, dass diese Zellschicht während der Zeit (Stadium IV), wo die angelegten neuen Stengelglieder und Blätter ihre Dehnung und Kräftigung erhalten sollen (also zwischen Stadium IV und V), die einzige Verbindung zwischen den stärkeführenden Kotyledonen und den Theilen, welche noch der letzten Ausbildung bedürfen, herstellt, ferner aus dem Umstande, dass aus dieser Schicht die Stärke verschwindet, wenn die neugebildeten Blätter sich ausgedehnt haben, schliesse ich, dass die Stärkeschicht das Organ der Fortleitung dieses Stoffes ist, und dass die in ihr enthaltenen Stärkekörner in fortwährendem Entstehen und folgender Auflösung und Weiterleitung nach oben begriffen sind. Erst zur Zeit, wo die Blütenknospen entstehen, findet sich neue selbst erzeugte Stärke in der Pflanze, und dann erscheint sie merkwürdigerweise nur im Stärkering der Stengelglieder und sammelt sich in dem Parenchym der Wurzel und des hypokotylen Gliedes, so dass es wahrscheinlich wird, dass gegen das Ende der Vegetation dieselben Zellen, welche während der Keimung die Stärke von unten hinaufführten, sie nun von oben hinunter führen<sup>1)</sup>.

Merkwürdigerweise bleibt bei dem gänzlichen Verschwinden der Stärke aus dem Parenchym die Stärke in den Wurzelhauben und in den Spaltöffnungszellen verschont; diese Zellen führen zu allen Zeiten Stärke; das ist zumal bei den Spaltöffnungszellen überraschend, da alle anderen

<sup>1)</sup> Die Thätigkeit der stärkeführenden Zellschicht wäre auch jetzt noch eine Aufgabe der Untersuchung, dankbarer als manche andere. Zusatz 1892.

Elemente der Oberhaut niemals Stärke führen. Nicht nur bei der Bohne, sondern auch bei allen andern Samen endigt die Keimung damit, dass die Stärke, welche von der Mutterpflanze her stammt, völlig aufgezehrt wird, dann tritt eine längere Periode, die erste eigentliche Vegetationsperiode ein, wo gar keine Stärke im Parenchym ist; nun entstehen gerade während dieser Zeit die meisten Blätter und mit ihnen die meisten Spaltöffnungen; jede Spaltöffnungszelle enthält gleich nach dem Entstehen der Oeffnung mehrere Stärkekörnchen.

Der Zucker, welcher bis zum Stadium II das Mark erfüllte, breitet sich bis zum Stadium III auch in die Rinde des hypokotylen Gliedes des Stengels und der Wurzel aus; sowohl in den eben erst entstandenen Nebenwurzeln I. Ordnung als in dem ganzen ersten Glied erhält man mit Kupfervitriol und



Fig. 33.

In Auflösung begriffene Stärkekörner in den Kotyledonen.

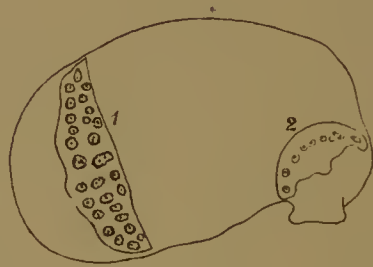


Fig. 34.

Der rechts liegende Kotyledon einer Bohne am Ende der Keimung; bei 1 und 2 Querschnitte eingezeichnet, um die zahlreichen ihn durchziehenden Gefäss-Bündel mit den sie umgebenden Stärkschichten zu zeigen.

heissem Kali starke Niederschläge von rothem Kupferoxydul; in den Kotyledonen entsteht der Niederschlag nur an der Basis; frei von Zucker ist nur die Wurzelspitze, die Terminalknospe und das Parenchym der Blätter. Die Stellen, wo kein Niederschlag von Kupferoxydul entsteht, die Wurzelspitzen, die Terminalknospe, die Achselknospen und das ganze produzierende Gewebe in allen Theilen, sind diejenigen Orte, wo Neubildung an Zellen (Wurzelspitze und Terminalknospe) oder Ablagerung von organisirter Materie (Holz, Bast, Gefäss) stattfindet. An allen diesen Orten erhält man mit Kupfervitriol und Kali eine die Zellen erfüllende dunkelviolette Flüssigkeit, Reaktion auf Eiweissstoffe. Es ist wahrscheinlich, dass auch an diesen Orten Spuren von Zucker vorhanden sind, da ja Zellstoffbildung hier stattfindet; jedenfalls ist es aber sehr wenig, denn die Reduktion des Kupferoxyduls findet schon bei äusserst geringen Mengen von Zucker in den Zellen statt. Wahrscheinlich wird an den genannten Bildungsherden das

gelöste Kohlehydrat in dem Maasse verarbeitet, als es dahin gelangt. Gegen das Stadium IV hin verschwindet Zucker aus dem Parenchym der ganzen Wurzel und der Nebenwurzeln I. Ordnung. Dagegen bleibt alles Mark- und Rindenparenchym der oberirdischen Theile davon erfüllt. Wenn man die Stadien II, III und IV vergleicht, so bemerkt man, dass aus dem zweiten Stengelgliede die Stärke verschwunden, dagegen Zucker entstanden ist, dass ebenso in den nun zur Streckung bereiten Blattstielen Zucker an die Stelle der Stärke getreten ist. Merkwürdigerweise konnte ich bis zum Stadium IV in den Bewegungsorganen niemals einen Kupferoxydul-Niederschlag bekommen. Gesetz ist, dass Zucker nur in den Geweben zu finden ist, wo vorher Stärke war, dass der Zucker niemals vor, sondern immer nach der Stärke erscheint, dass er an allen Orten, wo Neubildungen oder Stoffablagerungen stattfinden, fehlt oder in sehr geringer Menge zugegen ist; die Epidermis und alle ihre Anhängsel, das produzierende Gewebe und seine Derivate enthalten niemals nachweisbaren Zucker, dagegen jederzeit so viel Eiweissstoffe, um mit Kupfervitriol und Kali eine blaue Flüssigkeit zu geben. Der Gerbstoff erfüllt jetzt so wie früher die Gerbstoffgefässe; er lässt sich mit Eisensalzen, mit Kali, Natron, mit Schwefelsäure bis in die jungen Blätter und in die kleinen Nerven der alten verfolgen. Die Gerbstoffzellen obwohl gleich den Gefässzellen in senkrechten Reihen geordnet, sind niemals kommunizirend, auf Längsschnitten sind sie oben und unten geschlossen.

Der mit Kali oder mit konz. Schwefelsäure gelb werdende Stoff nimmt im Oberhautsystem immer mehr überhand.

In den Zellen, welche die Gerbstoffgefässe und die eigentlichen Gefässe umgeben, bildet sich Chlorophyll. Ebenso entsteht jetzt grünes Chlorophyll im Gewebe der ersten Blätter.

Im Dunkeln erzogene, vergeilte Pflanzen bilden keinen grünen Farbstoff; die Zellen im Blattparenchym solcher Pflanzen sind noch im Stadium IV, mit dem farblosen Plasma ausgekleidet. Wenn man nur eine einzige Zellschichte unter dem Mikroskope hat, so sieht der Plasmaüberzug der Innenwand der Zellen bläulich aus; liegen dagegen mehrere Schichten übereinander, so erscheint es gelb. Bringt man die vergeilten Pflanzen an's Licht, so entstehen in kurzer Zeit grüne Chlorophyllkörner.

Ich habe Quer- und Längsschnitte aus den verschiedensten Theilen aller Stadien auf Platinblech geglüht, und erhielt immer vollständige Aschenskelette der Zellen, bei vergeilten Pflanzen ebenso. Es ist auf diese Weise, und je dünner die Schnitte sind desto besser, leicht, sich davon zu überzeugen, dass die Zellhäute sämmtlich junge und alte mit Aschentheilen imprägnirt sind.

Besonderer Aufmerksamkeit scheint der Umstand werth, dass auch die jüngsten Theile der Terminalknospe Aschenskelette liefern, in denen man die Gestalt der Zellen erkennt. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass diese



mineralischen Stoffe zur Bildung der Zellhäute wesentlich sind, dass der Gestaltungsprozess der Zellhäute nicht sowohl in der Cellulose, als vielmehr in einem Gemenge von dieser mit unorganischen Substanzen stattfindet.

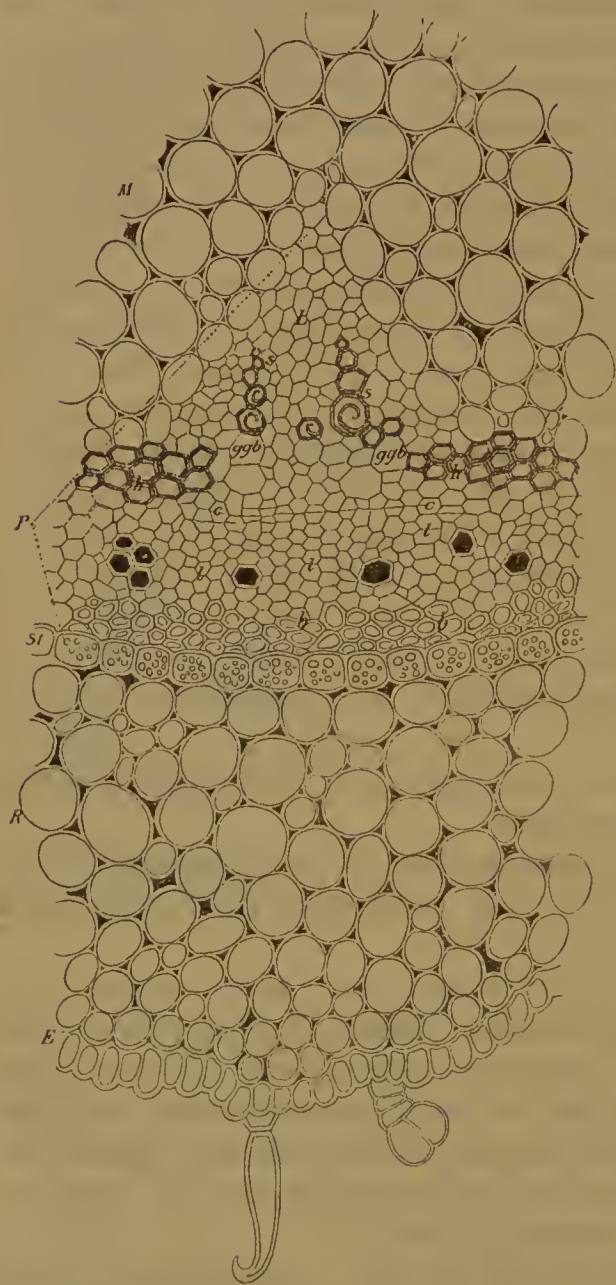


Fig. 35.

Querschnitt des Keimstammes in Stadium IV in Fig. 31. — Die Buchstaben wie früher. — *St* die „Stärke führende“ Schicht. — Die Zellen mit schwarzem Inhalt sind Gerbstoffzellen.

Wie fest die Mineralstoffe mit der Cellulose verbunden sind, zeigt ja der Umstand, dass auch das reinste Filtrirpapier noch Asehe liefert, dass sie selbst durch oft wiederholtes Waschen der Leinwand und Baumwolle nicht entzogen wird.

Gegen das Stadium IV hin beginnt in der Wurzel schon die Ablagerung von Krystallen in der innersten Schicht des Rindenparenchyms. Schon vorher und noch in allen Entwicklungszuständen nachher kann man die Gegenwart von Kalksalzen in dem ganzen Rinden- und Markparenchym der Bohne nachweisen: setzt man auf dünne Schnitte dieser Gewebe konz. Schwefelsäure, so werden gleichzeitig mit der Auflösung der Zellhäute in jeder Zelle eine grosse Anzahl von Gypskrystallen gebildet, welche aus langen Nadeln, zuweilen auch aus Tafeln bestehen.

Die konz. Schwefelsäure ist sehr geeignet, die verschiedenen Zustände der Zellhäute in den verschiedenen Gewebeschichten zu charakterisiren. Setzt man auf einen dünnen Schnitt aus dem Stengel einen Tropfen englische Schwefel-

säure, so lösen sich in wenig Sekunden alle Rindenzellen, ebenso die äusseren Markzellen und die Leisten des produzirenden Gewebes; dagegen bleiben die Zellhäute der Oberhaut und der nächst unteren Schichte unge-

löst; auch der Bast löst sich erst nach längerer Zeit und bevor dies geschieht, werden die Zellhäute intensiv fleischroth, jedoch nur die älteren äusseren Schichten; die inneren jungen Zellstoffschichten derselben Zellen bleiben farblos; wie verschieden die Holzsubstanz und die der Gefässe von

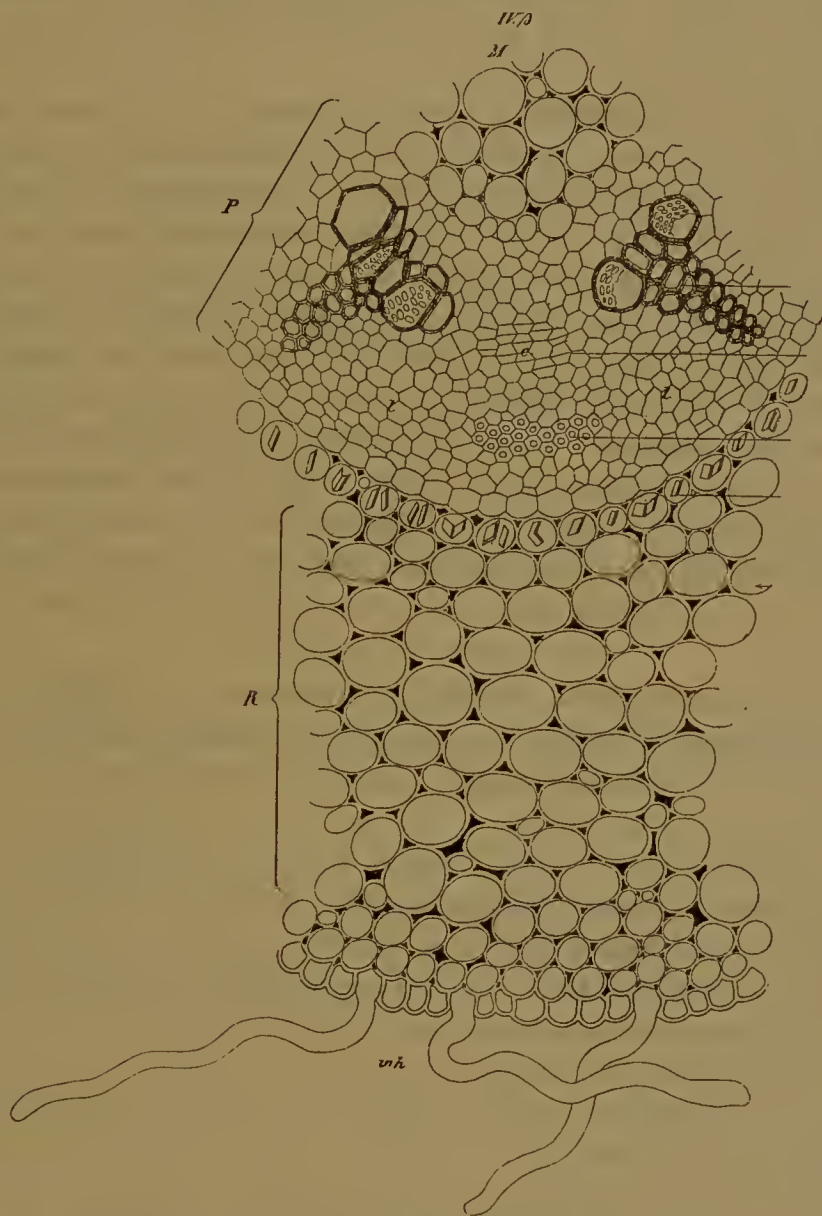


Fig. 36.

Querschnitt der Hauptwurzel im Stadium IV von Fig. 31. — Buchstaben wie früher. — Zwischen den Bündeln von Gefässen die Anlage des Cambiums. In der *P* umgebenden Gewebeschicht (Krystalle von Calciumoxalat).

der des Bastes ist, geht daraus hervor, dass an demselben Schnitt wo die Bastzellhäute roth werden, die Häute der Holzzellen und der getüpfelten Gefässe sich intensiv grün färben; hiervon ist wieder die Faser der Spiralgefässe verschieden, sie färbt sich mit konz. Schwefelsäure intensiv karminroth.

In dem Verhalten gegen Schwefelsäure unterscheidet man demnach im Stengel des Stadium IV sechs verschiedene Varietäten von Zellhautstoff; 1. Oberhaut bleibt farblos, sehr langsam gelöst; 2. Rindenparenchym bleibt farblos, schnell gelöst; 3. Bast wird fleischroth, langsam gelöst; 4. Holz und getüpfelte Gefässe werden grün, sehr langsam gelöst; 5. Spiralfaser wird karmin roth, ziemlich schnell gelöst; 6. inneres Mark bleibt farblos, langsam gelöst.

Ich habe diese Reaktionen sehr oft wiederholt und immer mit demselben Resultat. Besonders interessant sind die Längsschnitte von getüpfelten Gefässen; die konz. Schwefelsäure färbt nur die verdickten Stellen intensiv grün, die Tüpfel bleiben farblos. Aehnliche Reaktionen finden in anderen Keimpflanzen statt, und zwar zeigen allgemein die gleichnamigen Elemente in der ganzen Länge einer Keimachse die gleiche Reaktion; es geht hieraus der Schluss hervor, dass jedes Gewebe nicht nur durch die Gestalt seiner Zellen, und wie ich schon früher nachgewiesen, durch die Inhalte, sondern auch durch eine bestimmte Varietät von Zellstoff charakterisirt ist. Es geht ferner aus meinen Untersuchungen hervor, dass die konz. Schwefelsäure auf gleichnamige Elemente verschiedener Pflanzenarten verschieden reagirt; die getüpfelten Gefässe der Bohne werden grün, die der Maispflanze intensiv braunroth, die von Ricinus grün, die in dem Mandelkeim praechtvoll violett u. s. w.

Die charakteristischen Schwefelsäurereaktionen der Häute gewinnen noch an Bedeutung dadurch, dass ihnen das Verhalten gegen andere Reagentien, z. B. Jod und Kupfervitriol mit Kali parallel geht.

#### Beendigung der Keimung bis zum Stadium V.

Die schon im Keim vorhandenen Primordialblätter erhalten erst jetzt ihre definitive Ausdehnung, die Stiele strecken sich noch auf das Dreifache ihrer Länge im Stadium IV. Die Bewegungsorgane derselben erhalten erst jetzt ihre bleibende Gestalt und Grösse und erst jetzt werden sie fähig, die periodischen Bewegungen zu machen.

Das Wurzelsystem vermehrt seine Organe noch durch Bildung der Nebenwurzeln 2. Ordnung.

Mit den Nebenwurzeln 2. Ordnung und der Entfaltung der ersten gedreiten Blätter beginnt die eigentliche, selbständige Vegetation.

Diese beiden Erscheinungen fallen in dieselbe Zeit, wo die letzte Stärke aus den Kotyledonen verschwindet; auch die Eiweissstoffe sind sämmtlich aus den Kotyledonen in die Keimachse übergegangen; wenn man Schnitte der Kotyledonen mit Kupfer und Kali behandelt, so werden sie nicht mehr violett, sondern hellblau, eine Färbung, welche der erweichten Cellulose des Parenchyms angehört.

Die Stärke der Stärkeschicht verschwindet nun auch vollständig.



Zucker lässt sich im Stadium V noch im Mark des Stengels von den Kotyledonen bis zur Knospe hinauf nachweisen, aber nur in den axilen Zellenreihen; in den Stielen der Primordialblätter sind sie in Mark und Rinde vorhanden; auch jetzt findet sich merkwürdigerweise in den Bewegungsorganen kein Zucker oder Dextrin, dagegen noch reichliches Eiweiss, sie werden mit Kupfer und Kali violett.

Diese geringen Quantitäten Zucker sind die letzten Reste des Vorrathes, den die Mutterpflanze dem Keime mitgegeben hatte, er lebt nun ferner von selbst aufgenommenen und zubereiteten Stoffen.

In den Geweben finden bis zum Stadium V keine wesentlichen Aenderungen statt; die Holzzellen vermehren sich noch durch Thätigkeit des Cambiums, die Gefässe fangen erst später wieder an, sich zu mehrten. Der Bau der gleichnamigen Organe, welche sich aus der Terminalknospe schon gebildet haben und demnächst bilden, stimmt mit dem ersten Stengelglied und dem Bau der Primordialblätter völlig überein; Stärkering, Bast, Gerbstoffgefässe, Holz, Gefässe treten im zweiten Gliede als Fortsetzungen der nämlichen Gewebe des ersten Gliedes auf.

Der mit Kali gelb werdende Stoff, welcher das Oberhautsystem zwischen den Stadien II und IV charakterisirte, scheint gegen V hin zu verschwinden.

### Einige Folgerungen.

Während des ganzen Keimungsprozesses verhalten sich die nachweisbaren Stoffe auf zwei ganz verschiedene Weisen; die Einen sind in fortwährender Veränderung ihrer Eigenschaften und ihres Ortes begriffen; dies sind die Kohlehydrate und Eiweissstoffe. Abgerechnet die kleine Quantität, welche in der Keimachse zugegen war, ist alle Stärke und Zucker der Keimpflanze aus den Kotyledonen gekommen; diese Stoffe zeigen eine innige Beziehung zu den Neubildungen und den Ausdehnungen der Organe; wo ein Glied sich streckt, da verschwindet die Stärke aus den Zellen, dafür tritt Zucker auf und sobald die definitive Dehnung erreicht ist, verschwindet auch dieser; und in dem Maasse als Stärke und Zucker verschwinden, nehmen die Zellstoffablagerungen in den Elementen des produzierenden Gewebes zu; man kann mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die ganze Masse der Zellhäute, welche in dem Stadium V vorhanden sind, im Stadium I in Gestalt von Stärkekörnern das Kotyledonengewebe erfüllte.

Die Eiweissstoffe<sup>1)</sup> der Kotyledonen, in die Keimachse eingetreten, scheinen sich nur im produzierenden Gewebe zu verbreiten und hauptsächlich

<sup>1)</sup> Unter Eiweiss-Stoffen sind hier eben nur die mit Kupfer und Kali eine tiefviolette Flüssigkeit ergebenden zu verstehen; diese scheinen dem nichtorganisirten Eiweiss zu entsprechen, welches noch nicht in Protoplasma umgewandelt ist. Zusatz 1892.

gegen die Vegetationspunkte hinzuziehen; in dem Mark- und Rindenparenchym und in der Epidermis werden sie in dem Maasse seltener, als diese Theile sich ausdehnen, und haben sie ihr definitives Volumen erreicht, so scheinen auch die in ihnen enthaltenen Eiweissstoffe verschwunden zu sein; in diesen Theilen ist dann mit Kupfer und Kali keine violette Flüssigkeit mehr zu erzeugen. Es ist wahrscheinlich, dass die ganze Masse der in den Kotyledonen enthaltenen Eiweissstoffe in der Anlage neuer Wurzeln und Blätter ihre Verwendung finden; auch die Primordialblätter müssen den grössten Theil ihres Plasma's aus den Kotyledonen beziehen; denn das, was sie während der Samenruhe enthielten, kann unmöglich hinreichen, um das Material zu den zahlreichen Chlorophyllkörnern herzugeben.

Wenn die Kohlehydrate und Eiweissstoffe in ihrer leichten Beweglichkeit übereinstimmen, so unterscheiden sie sich dagegen durch die Wege, auf denen sie sich bewegen, sehr auffallend; die Stärke und ihre Derivate sind jederzeit nur im Parenchym der Rinde und des Markes zu finden, zwischen dessen Zellen luftführende Räume liegen. Die Eiweissstoffe dagegen sind nach dem Stadium II nur in dem produzierenden Gewebe, dessen Zellen ohne Lufträume an einander schliessen, und in den jungen ungestreckten Geweben zu finden, zumal in der Wurzel tritt es deutlich hervor, dass die Eiweissstoffe ihre Wanderung zu den entfernten Vegetationspunkten nur im produzierenden Gewebe fortsetzen; in der Rinde und im Mark der fertigen Wurzeln, die aber an der Spitze noch weiter wachsen, findet man mit Kupfer und Kali niemals eine Spur von violetter Flüssigkeit, alles was die Vegetationspunkte an Eiweissstoffen bedürfen, wird durch das produzierende Gewebe dahin geführt.

Den leicht beweglichen Kohlehydraten und Eiweissstoffen gegenüber bilden der Gerbstoff und die Farbstoffe eine Gruppe träger Elemente, die da, wo sie einmal entstanden sind, liegen bleiben. Diese beiden Gruppen sind in der That physiologisch in jeder Hinsicht verschieden; Kohlehydrate und Eiweissstoffe sind im ruhenden Keime vorhanden, sie sind ein für die Nachkommen aufgespartes Kapital; Gerbstoff und Farbstoffe dagegen treten auf an den Stellen wo die Vegetation beginnt, wo jene Assimilationsprodukte der Mutterpflanze nun in neue Formen übergehen. Der Gerbstoff und der mit ihm in denselben Zellen enthaltene Farbstoff scheinen Nebenprodukte des Chemismus im produzierenden Gewebe, der gelb werdende Stoff in dem Epidermissystem ein Nebenprodukt des Bildungsprozesses der Haare zu sein.

Kohlehydrate und Eiweissstoffe kommen zur Ruhe unter neuen Formen, die Pigmente entstehen in dem Maasse, als diese neuen Formen sich bilden. Gerbstoff und rother Farbstoff erscheinen nur in der Nähe der Neubildungen, der gelb werdende Stoff ebenfalls; im Parenchym, wo keine Neubildungen stattfinden, tritt weder Gerbstoff noch Pigment auf.

Die chemischen Prozesse und die Leitungsvorgänge in den Geweben der Keimpflanze unterscheiden sich von denen der herangewachsenen selbstständig gewordenen Pflanze.

So lange die Kotyledonen noch Nahrungsstoffe enthalten, d. h. also so lange die Keimung dauert, ist die Stelle des Stengels zwischen den Kotyledonen das Centrum der physiologischen Prozesse; von hier aus gehen die Stoffe gleichzeitig nach oben und nach unten. Wir sehen Stärke und Zucker von hier aus sowohl im Mark als in der Rinde zur Terminalknospe hinauf und zu der Wurzelspitze hinunter steigen, und zwischen beiden die Eiweisstoffe gleichzeitig dieselben entgegengesetzten Richtungen verfolgen.

Sobald die Kotyledonen entleert sind, hört dies auf; während der selbständigen Vegetation der herangewachsenen Pflanze müssen in denselben Geweben ganz andere Prozesse, ganz andere Leitungerscheinungen stattfinden.

Während der Keimung finden Neubildungen und Streckungen in allen Theilen statt; das Leben des Keimes erwacht an allen Punkten von der Wurzelspitze zur Terminalknospe hin auf einmal, sowohl im ganzen produzierenden Gewebe wie auf der ganzen Oberhaut finden sich neue Formelemente und Stoffe gleichzeitig in Bildung begriffen; je mehr sich aber die Pflanze dem Ende der Keimung nähert, desto mehr verschwindet diese simultane Thätigkeit aller Theile, und am Ende der Keimung sehen wir die Herde der Neubildung auf die Stengelspitze, die Blattaachsen und die Leisten des produzierenden Wurzelgewebes beschränkt.

Alles Vorhergehende wird hinlänglich gezeigt haben, wie die Keimung der Bohne gewissermassen nichts anderes ist als eine Umgestaltung der Stoffe, welche die Mutterpflanze in den Kotyledonen abgelagert hatte.

Prag, den 12. Februar 1859.



## XXVI.

### Zur Keimungs-Geschichte der Gräser.

1862.

(Aus der Botanischen Zeitung von Mohl und Schlechtendal 1862, No. 19.)

Das Schildchen (Scutellum) an dem Keime der Gräser ist auf seiner, dem Endosperm zugewendeten Fläche mit einem eigenthümlichen Epithelium bekleidet, welches sowohl in seiner Form wie in seiner Funktion während der Keimung manches Eigenthümliche darbietet.

Dieses zur Aufsaugung der Endospermstoffe in den wachsenden Keim bestimmte Epithel ist eine Fortsetzung der oberflächlichen Zellschicht, welche die nach aussen gewendeten Theile des Schildchens umgiebt und welche an letzteren aus niedrigen, tafelförmigen Zellen besteht. Da, wo die zähe Fruchthaut das Schildchen an seinem grössten Umfange fest umschliesst, nehmen die oberflächlichen Zellen sogleich eine andere Gestalt an, sie werden stehend cylindrisch, säulenförmig oder schlauchartig. Die ganze dem Endosperm zugekehrte, während der Keimung in der Fruchthöhle verharrende Seite des Schildchens ist mit diesem senkrecht auf ihm stehenden Cylinderepithelium bedeckt. Zur vorläufigen Orientirung wird die Ansicht von Fig. 37 dienen, welche einen Längsschnitt durch die Mittelebene der Frucht von *Triticum vulgare* darstellt; *aa* ist die Fruchthaut, welche bei *zz*<sup>1)</sup> das Schildchen *c* dicht umfasst und welche bei *bb* von der bekannten Schicht grosser, dickwandiger, stärkefreier Zellen ausgekleidet ist. Auf der dem Endosperm *C* zugekehrten Fläche ist das Schildchen mit dem schematisch angedeuteten Epithel *cc* überzogen.

Bei dem Mais sind die Elementarorgane des Keimes überhaupt grösser als bei dem Weizen, Roggen und der Gerste, und die Mehrzahl der hier

---

1) Bei der Keimung wird der ganze Lappen *z*, *y*, *z* der Fruchthaut rings um den vorspringenden Rand des Schildchens gelockert und von den auswachsenden Keimtheilen wie eine Thür bei Seite geschoben, was bei dem Mais noch deutlicher zu sehen ist.

folgenden Angaben bezieht sich auf den Mais, doch habe ich Alles, wo es thunlich war, auch an dem Weizen geprüft. Vor der Keimung ist bei beiden die Wandung zwischen je zwei Epithelzellen eine einfache Lamelle, bei dem Mais ist dies auch sicher noch in den späteren Stadien der Keimung der Fall. Dagegen spaltet sich bei dem Weizen und der Gerste während der Keimung die vorher einfache Trennungswand in zwei Lamellen, während zugleich die freien Enden der Epithelzellen sich kopfartig abrunden (Fig. 40).

Nicht selten sind einzelne Zellen des Epithels durch schiefe Querwände in 2—4 Kammern getheilt, die sich nicht weiter von einander unterscheiden.



Fig. 37.

Längs-Schnitt durch den unteren Theil eines Weizenkorns. — Die dicke schwarze Linie *a*, *y*, *z*, *a* ist die Frucht-Schale — *b b* die grosszellige äusserste Schicht des Endosperms *C*. — *c c* das Epithel des Schildchens.

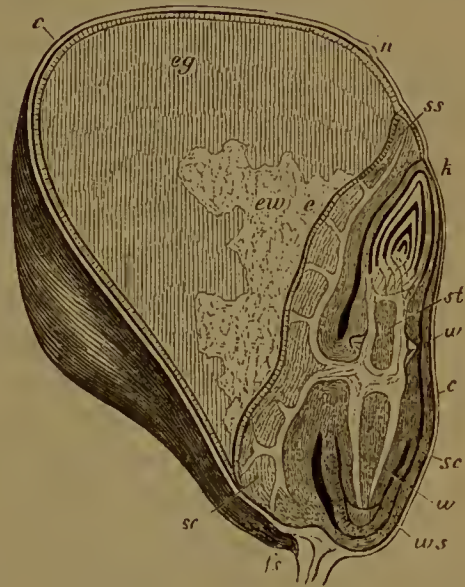


Fig. 38.

Medianer Längsschnitt durch die Frucht von Zea Mais — *eg* das gelbe harte, *ew* das lockere weiche Endosperm. — *sc*, *e*, *ss* das Schildchen — *k* die Keimknospe, *st* der Keimstamm — *w* die erste Wurzel — *ws* die Scheide derselben. — *fs* Fruchtstiel. Zusatz 1892.

Zwischen den Endospermzellen und dem Epithel liegt eine durchsichtige Schicht, *p* in Fig. 39 und 40 welche auf feinen Schnitten zuweilen wie eine geschichtete Verdickung der Epithelwände erscheint. Eine sorgfältige Prüfung mit Jod, Karmin, Kali und Säuren lässt aber keinen Zweifel, dass jene Schicht aus zusammengedrückten Endospermzellen besteht, deren Lumen fast ganz verschwunden ist; doch gelingt es nach der Aufquellung in Kali noch Spuren eines mit stickstoffhaltiger Substanz erfüllten Lumens nach-

zuweisen. Wenn man in späteren Keimungszuständen das Endosperm von dem Keime abhebt, so bleibt die Schicht *p* an dem Endosperm hängen. Die Gegenwart dieser Schicht zusammengedrückter Zellen bietet in so fern einiges Interesse, als sämtliche Reservestoffe des Endosperms diese Schicht durchdringen müssen, bevor sie in das aufsaugende Cyliinderepithelium eindringen können.

Der Inhalt der Epithelzellen ruhender Keime erscheint auf Schnitten, welche nur eine bis eine halbe Zelldicke haben, mit den stärksten Objektiven von Hartnack, ziemlich grobkörnig, wenn das Objekt in Wasser liegt; zwischen den kleinen Körnchen liegen grössere, welche besonders bei dem Mais (Fig. 40) Oeltropfen ähnlich sind. Bei dem Weizen treten nach längerem Liegen in Glycerin deutliche, ziemlich grosse Zellkerne in dem Epithel hervor, in denen sich kein Kernkörperchen findet (Fig. 39, *k*), bei dem Mais gelang es mir nicht, Kerne zu sehen.

Kaltes Kali wirkt nicht merkbar auf das Epithel, die Häute quellen wenig auf, der Inhalt behält sein körniges Ansehen. Lässt man zu einem Theile des Epithels unter dem Deckgläschen einen Tropfen englische Schwefelsäure hinfließen, so werden die Häute fast momentan gelöst, zugleich treten die Inhaltskörner stürmisch hervor, sie lösen sich in der Schwefelsäure schnell auf und es bleiben nur fettropfenähnliche Kugeln zurück. Bei dem Weizen kann man sich auf diese Weise am besten von dem Vorhandensein eines fettartigen Stoffes in dem Epithel überzeugen, bei dem Mais sieht man, wie nun die in den Zellen deutlich sichtbaren Fettkugeln nach der Auflösung in Schwefelsäure übrig bleiben.

Konzentrierte Salpetersäure bewirkt Kontraktion des Inhaltes und deutlicheres Hervortreten der Zellhäute.

Alkoholische Jodlösung färbt die Inhalte intensiv goldbraun und bewirkt Zusammenballung der Körnchen zu einem Klumpen, der sich in die Mitte der Zellohnlung legt. Die Häute werden durch Jod nicht gelblich, sie bleiben völlig hyalin.

Lässt man dünne Längsschnitte des Epithels, welche höchstens eine Zellenlage enthalten, 12—20 Stunden in einem essigsäuren Cochenille-Auszug liegen, so färben sich die kleinen Inhaltskörnchen dunkel-karminroth, während die grossen glänzenden Kugeln des Inhaltes völlig farblos bleiben, dabei zieht sich die ganze Inhaltsmasse von der ungefärbten Wand zurück.

Niemals, weder vor noch während der Keimung, findet sich in den Epithelzellen Stärke, und gerade in diesem Umstände und in dem Fehlen des Zuckers und Dextrins im Epithel während der Keimung liegt eine räthselhafte Eigenthümlichkeit, auf die ich noch zurückkomme.

Das Parenchym, welches die Hauptmasse des Schildchens ausmacht, besteht aus polyëdrisch rundlichen Zellen, zwischen deren Kanten kleine, luftführende Intereellularräume vorhanden sind. Diese Zellen erregten mein



Interesse sowohl wegen des Baues ihrer Wandungen, als wegen der Eigenthümlichkeit, die der Inhalt derselben bei der Keimung darbietet.

Die Wand der Parenchymzellen des Schildchens lässt eigenthümliche Gruppen von Tüpfeln erkennen, die zuweilen rosettenartig geordnet sind, zuweilen so liegen, als ob die Wand „netzförmig“ verdickt wäre (Fig. 40, links). Ich habe mir viel Mühe gegeben darüber in's Klare zu kommen, ob diese in den Abbildungen hell gelassenen Stellen der Zellwände wirkliche Löcher oder ob sie von feinen Häuten verschlossen sind. Wenn man feine

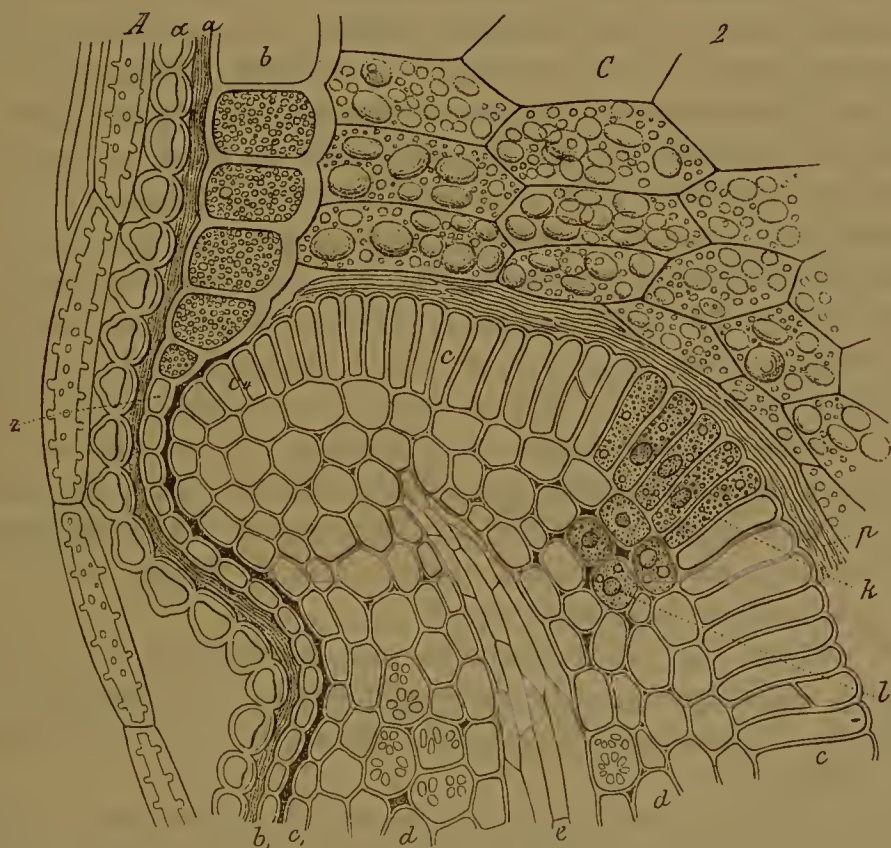


Fig. 39.

Oberer Theil des Schildchens von *Triticum* mit seiner Umgebung. — *cc* das aufsaugende Epithel, *e* Gefässbündel. — *bb* die innerste Schicht der Samenschale. — *p* die zusammengedrückten Zellen des Endosperms. — *A*, *a*, *z* Fruchtschale. — Vergl. Fig. 40.

Schnitte mit Kali, Schwefelsäure, Salpetersäure abwechselnd behandelt und dann Jodkalium einwirken lässt, so werden die Zellwände schön dunkelblau, die Tüpfel lassen dagegen auf guten Präparaten keine Spur einer Färbung erkennen, welche darauf schliessen liesse, dass sie mit einem Häutchen verschlossen sind. Die Ansicht von sehr feinen Längs- und Querschnitten der Wände giebt keine Aufklärung über den fraglichen Punkt. Ich habe nach vielfach wiederholten Bemühungen ein Verfahren angewendet, welches, wie ich glaube, weitere Anwendung bei ähnlichen Fragen finden könnte. Ich

nahm möglichst feine Schnitte aus dem Parenchym des Schildchens von *Zea*, legte sie auf ein Objektglas und wusch den Inhalt der Zellen mittelst eines steifen Haarpinsels heraus, indem ich die Schnitte mit einer Nadel festhielt. Sodann wurde das überflüssige Wasser abgetrocknet und die feinen Schnitte legten sich nun auf dem Objektglase fest an. Nun erwärmte ich die Glasplatte von unten her langsam so lange, bis die oben liegenden Schnitte schwarzbraun wurden, verkohlt waren. In diesem Zustande ohne Deckgläschen mit den stärksten Vergrößerungen betrachtet, erhält man so deutliche Bilder, wie ich sie durch kein anderes Verfahren an diesem schwierigen Objekte erzielen konnte. Die verkohlte Zellwand erscheint selbst mit den stärksten Objektiven noch dunkelbraun, so dass die helleren Tüpfel sehr deutlich und scharf begrenzt hervortreten (Fig. 40). Es war mir jedoch auch auf diese Art nicht möglich, mit Entschiedenheit die Frage zu beantworten, ob die Tüpfel geschlossen sind. In vielen Fällen erschienen sie so hell wie das Gesichtsfeld selbst, in anderen Fällen dagegen war mit Bestimmtheit ein bräunlicher Farbenton vorhanden, der auf eine verkohlte, sehr dünne Haut hindeutete. Ich hoffte an den zerrissenen Wänden eine deutlichere Unterscheidung möglich zu machen, aber auch hier fanden sich solche Stellen, wo die dicke Zellwand wie in Fig. 40 *a* um das Tüpfel herum scharf begrenzt war, während andere Stellen wie bei *b* (Fig. 40) auf den durchrissenen Tüpfeln noch einen bräunlichen Ton erkennen liessen. Doch ist beides, wie ich glaube, nicht hinreichend sicher, um die Frage für völlig entschieden zu erachten, obgleich ich eher glauben möchte, dass die Tüpfel doch mit einer äusserst feinen Haut verschlossen sind<sup>1)</sup>.

Die Wände der Parenchymzellen der Kotyledonen von *Phaseolus* (*multiflorus* und *vulgaris*) zeigen ähnliche Bildungen und stimmen in ihrem physiologischen Verhalten während der Keimung mit jenen im Schildchen der Gläser überein.

Der Inhalt der Parenchymzellen besteht seiner Hauptmasse nach aus feinen Körnchen einer eiweissartigen Substanz, welche mit Jod goldbraun, mit essigsaurem Cochenilleauszuge karminroth wird, und mit Kupferoxyd und Kali eine violette Flüssigkeit giebt. Zellkerne (ohne Kernkörper) konnte ich bei Weizen (Fig. 39 *l*) und bei dem Mais (Fig. 40 *l*) erkennen, wenn feine Schnitte längere Zeit in Glycerin gelegen hatten. Ausserdem finden sich in der albuminösen, körnigen Grundmasse überall (Weizen, Gerste, Mais) grössere helle Kugeln, welche ich für Fett halte, da sie mit Jod und Cochenilletinktur sich nicht färben und in Schwefelsäure sich erhalten. In den Parenchymzellen des Schildchens bei *Zea* sind endlich konstant auch noch

<sup>1)</sup> Von den feinen erst 15 Jahre später entdeckten Durchbohrungen der Tüpfel war damals noch nichts bekannt; eine neue Untersuchung dieses Objectes wäre erwünscht. Zusatz 1892.

kleine runde Stärkekörner vorhanden, die ich in denen von *Triticum* nicht fand (Fig. 40 *m*).

Der Inhalt und die Zellhäute des Parenchyms des Schildchens bleiben bis zum Ende der Keimung ohne wesentliche Veränderung. Das ganze Schildchen ist überhaupt in dem ruhenden Keime schon definitiv ausgebildet, es erfährt keine weitere Entwicklung<sup>1)</sup>, weder Zellbildung noch Streckung der vorhandenen Zellen findet statt. Das Schildchen ist das einzige fertige Organ des Keimes, während die übrigen Theile desselben sich weiter entwickeln. Das Schildchen saugt aus dem Endosperm sowohl die stickstoffhaltige Substanz als die Lösungsprodukte der Stärke auf, um sie den sich weiter entwickelnden Keimtheilen zuzuführen. Bevor ich nun auf das Verhalten des Epithels und Parenchyms des Schildchens während dieser Thätigkeit übergehen kann, wird es passend sein, das Verhalten der Stoffe des Endosperms bei der Keimung zu schildern.

Die ersten Entwicklungsprozesse des Keims scheinen mit Hilfe der in den Zellen des Keimes selbst enthaltenen Stoffe stattzufinden, denn es gelang mir niemals, während der ersten Keimungsstadien in dem Endosperm Zucker oder Dextrin wahrzunehmen, auch findet man bis dahin die Stärkekörner unverändert im Endosperm. Erst wenn die Wurzel des Weizen 1 cm, die des Mais bis 3 cm lang ist, gelingt es, Spuren von Zucker in dem Endosperm nachzuweisen, und dann findet man auch schon einige Stärkekörner korrodirt. Die Auflösung der Stärkekörner im Endosperm des Weizen ist eine sehr eigenthümliche. Die ersten Stadien der Auflösung machen sich bei der Weizenstärke dadurch kenntlich, dass man an einzelnen Stellen des Kornes eine deutliche Schichtung wahrnimmt (Fig. 40 *a*); es ist als ob zwischen den übrigbleibenden Schichten eine Substanz verschwunden wäre; dieser Prozess greift nach und nach am ganzen Umfange des Kornes um sich und dringt zugleich tiefer gegen das Centrum vor (vergl. Fig. 40 *b*, *c*). Ausserdem treten kanalartige Zeichnungen auf (*d*, *e*), welche offenbar die Stellen bezeichnen, wo die Auflösung am raschesten erfolgt, denn später zerfallen dann die Körner, jenen Kanälen entsprechend. Die Reaktion mit Jod zeigt, dass in dem sich auflösenden Korne zunächst die mit Jod dunkelviolett werdende Substanz heraustritt; während eine andere mit Jod weinroth sich färbende zurückbleibt und einstweilen noch die Gestalt des Kornes mit deutlicher Schichtung beibehält, bis auch sie aufgelöst wird, wo dann das Korn zunächst in einzelne Trümmer zerfällt, die endlich ebenfalls verschwinden.

<sup>1)</sup> Dadurch unterscheidet sich das Schildchen der Gräser wesentlich von dem Körper des Kotyledons der Palmen (z. B. *Phoenix*), welcher während der Keimung wächst und dessen Epithel dabei die Endospermstoffe aufsaugt, bis der Kotyledonarkörper die ganze Samenschale ausfüllt.



Bei dem Mais ist die Auflösung der polyëdrischen Stärkekörner des Endosperms bei der Keimung scheinbar sehr verschieden. Es treten, von der äusseren Fläche beginnend, zuerst kleine lokale Aushöhlungen auf, die dann nach innen vordringend gewundene, wurmähnliche Löcher und Kanäle darstellen; diese greifen immer mehr nach innen und seitwärts um sich, bis das Korn in unregelmässige Stücke zerfällt. Ich glaube indessen, dass dieser Prozess nicht wesentlich verschieden ist von dem bei der Weizenstärke, nur scheinen die beiden Substanzen, welche das Korn bilden, an den Stellen, wo die Auflösung thätig ist, beinahe gleichzeitig zu schwinden.

In dem Maasse als die Stärkekörner des Endosperms sich lösen, ist es auch möglich, in den betreffenden Zellen Zucker nachzuweisen. Legt man nicht allzudünne Schnitte des Endosperms in konz. Lösung von Kupfervitriol und bringt sie dann, nachdem sie in viel Wasser abgeschweift sind, in heisse Kalilauge, so bildet sich rothes Kupferoxydul, zum Zeichen, das Stärkezucker vorhanden ist. Gleichzeitig zeigt das Auftreten einer dunkel-violetten Flüssigkeit bei dieser Behandlung in den Zellen die Gegenwart von eiweissartigen Stoffen an.

Alle diese Veränderungen beginnen an der Seite des Endosperms, welche dem aufsaugenden Schildchen zunächst liegt; von hier aus schreitet der Lösungsvorgang langsam gegen den oberen, entfernteren Theil des Endosperms fort, und nicht selten bleiben nach der Keimung noch beträchtliche Mengen von Stärke und stickstoffhaltiger Masse in den entfernteren Endospermtheilen unbenutzt zurück, vorzüglich dann, wenn die Grasfrucht sehr gross ist, wie bei dem Pferdezahnumais.

Wenn es noch eines Beweises bedürfte, dass die Lösungsprodukte des Endosperms in den Keim übergehen und dass sie ihm das Material zur Entwicklung der Wurzeln und Blätter liefern, so würde er durch folgende, von mir mehrfach ausgeführte Experimente geliefert werden. Ich präparirte das Endosperm von Maisfrüchten sorgfältig sammt der Samenschale ab, ohne den Keim selbst zu verletzen; die in warm gehaltene, lockere Erde gesteckten, nackten Keime wurden einige cm hoch (Wurzel und Blättchen zusammen), blieben aber wahre Zwerge, die nach einigen Tagen völlig verdarben. Wenn ich dagegen das Endosperm erst dann wegnahm, nachdem die Keimwurzel etwa 8—10 cm lang war, die ersten Blätter sich zu entfalten begannen, so war der Effekt weit geringer; die Pflänzchen blieben dann mehrere Tage ohne weitere Entwicklung, erholten sich aber später und fingen an zu vegetiren. Wenn man das Endosperm gegen Ende der Keimzeit wegnimmt, so wächst die Keimpflanze ohne alle Störung weiter.

Die in die Keimtheile übergegangenen Endospermstoffe lassen sich ohne Schwierigkeit in den ersteren wieder erkennen und in ihrer Beziehung zum Wachsthum verfolgen. Zunächst kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass die Lösungsprodukte der Stärke des Endosperms das Material

sind, aus welchem die Zellhäute ihr Wachsthum bestreiten, während dagegen die Eiweisssubstanzen des Endosperms die Stoffe liefern oder selbst die Stoffe sind, aus denen sich das Protoplasma der neuen Zellen und später die Grundmasse des Chlorophylls bildet. In der That entspricht die Vertheilung und Wanderung der Stärke und eiweissartigen Stoffe in den Keimtheilen während der Entwicklung vollkommen dieser Ansicht. In dem Parenchym jedes Keimtheils, der sich demnächst strecken soll, tritt zunächst eine grosse Menge feinkörniger Stärke auf, deren Herkunft aus dem Endosperm nicht zweifelhaft sein kann. So wie die Streckung der betreffenden Zellen beginnt, findet man Zucker neben der Stärke in den Zellen, und wenn die Streckung beendet ist, so sind Stärke und Zucker aus dem betreffenden Keimtheil verschwunden, weil jene eben das Material geliefert haben zum Wachsthum der Zellhäute. In den gestreckten Zellen der Gefässbündel des Keimes tritt dagegen niemals Stärke auf, auch Zucker konnte ich in ihnen nicht nachweisen; dagegen sind die dünnwandigen gestreckten Zellen der Bündel bis zum Ende der Keimung hin immer erfüllt mit eiweissartigen Stoffen. In den späteren Entwicklungsstadien des Graskeimes, wenn die ersten Wurzeln und das erste Stengelglied ausgebildet sind, findet man in diesen Theilen keinen Zucker und keine Stärke mehr im Parenchym. In dem ersten, schon gestreckten Stengelgliede ist dann nur noch eine einzige Zellschicht vorhanden, welche Stärke führt; diese Zellschicht umgiebt den Gefässbündelkreis unmittelbar, sie beginnt in dem Schildchen selbst und begleitet die Gefässbündel von dort aus durch das erste Stengelglied bis hinauf zur Blattknospe; diese ist jetzt an der Reihe ihre Organe zu entfalten und sie erhält durch die erwähnte Schicht (stärkeführende Schicht) die dazu nöthige Stärke, durch die gestreckten dünnwandigen Zellen des Gefässkreises aber werden ihr offenbar die eiweissartigen Substanzen des Endosperms zugeführt; denn diese Zellen sind bis zum Ende der Keimung mit solchen erfüllt, während zugleich die Knospentheile (die jungen Blätter) in lebhafter Zellbildung begriffen sind und das Chlorophyll in den jungen Blättern sich zu bilden beginnt. Erst am Ende der Keimung, wenn das Endosperm entleert ist, verschwindet auch die Stärke aus der stärkeführenden Schicht und zugleich die eiweissartigen Stoffe aus den Leitzellen der Gefässbündel. Stärke findet sich nach dem Ende der Keimung nur noch in geringen Spuren in den Wurzelspitzen (und Wurzelhauben), in dem sehr jungen Parenchym der Terminalknospe und in den Basaltheilen der Blätter, wo sie später ebenfalls verschwindet. Diese Verhältnisse lassen keine andere, als die hier gegebene Erklärung zu, und erhalten ihre Stütze dadurch, dass sich dieselben Erscheinungen nicht nur bei allen von mir untersuchten Keimen in ähnlicher Weise wiederholen, sondern dass mutatis mutandis auch bei der Entfaltung der Winterknospen der Bäume im Frühjahr die entsprechenden Prozesse auftreten. Selbst während der eigentlichen Vegetationszeit finden ähnliche Verhältnisse

statt. Die stärkeführenden Schichten, welche die Gefäßbündel allerwärts begleiten, führen während der Vegetationszeit die Stärke aus den Blättern zu den wachsenden Knospen und Wurzeln hin, während die Leitzellen der Gefäßbündel selbst die stickstoffhaltigen Substanzen fortführen.

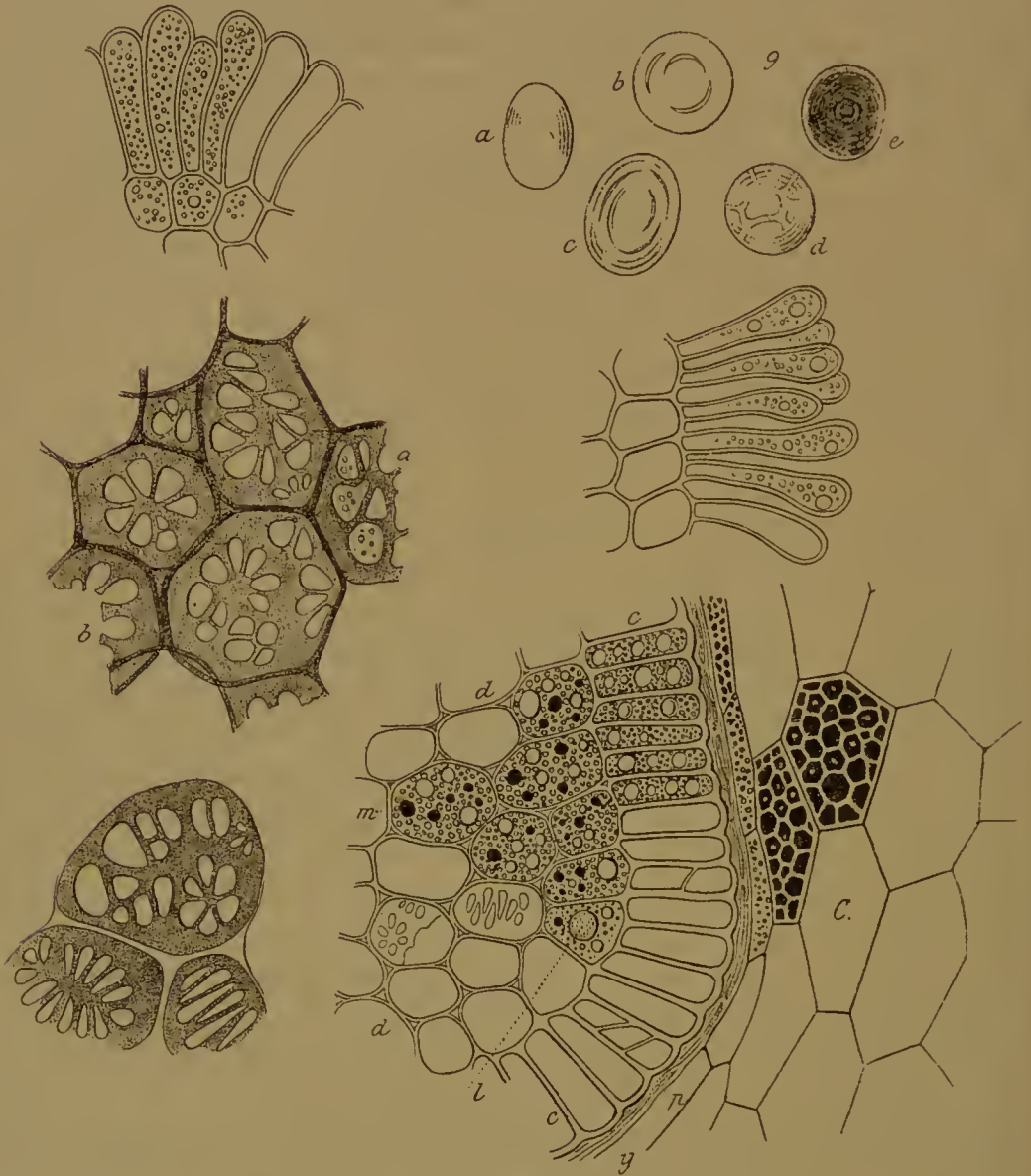


Fig. 40.

Links oben rechts Mitten: Epithel des Schildchens (Mais, resp. Weizen) — rechts oben: Stärkekörner vom Weizen-Endosperm, durch Diastase korrodirt. — Rechts unten: Mais, ruhender Same: *C* Endosperm, einige Zellen desselben mit (schwarzen Stärkekörnern) — *g* die zusammengedrückten Endospermzellen neben dem Epithel des Schildchens *cc* — *l* ein Zellkern im Parenchym des Schildchens — *dd* Zellen des Parenchyms des Schildchens mit Aleuron und Fett gefüllt — die schwarzen Punkte sind Stärke. — Links Zellwände des Parenchyms des Schildchens mit Tüpfeln.

Von dieser Absehwefung zurückkehrend, wende ich mich nun nochmals zur Betrachtung des Schildchens während der Keimung. Es kann, wie



gesagt, kein Zweifel sein, dass die Stoffe des Endosperms von dem aufsaugenden Epithel des Schildchens aufgenommen und dem Gewebe des Schildchens zur Weiterbeförderung in die Keimtheile übergeben werden. Man konnte nun erwarten, in dem aufsaugenden Epithel während der Keimung grosse Mengen von Zucker aufzufinden, da ja die Stärke des Endosperms in Zucker übergeht. Allein diese Erwartung hat sich trotz der sorgfältigsten und oft wiederholten Untersuchung nicht bestätigt. Es war mir zu keiner Zeit der Keimung möglich, Zucker oder Dextrin in dem Epithel durch Kupferoxyd und Kali aufzufinden. Man könnte in der Kleinheit der Zellen eine Fehlerquelle finden wollen, allein da ich bei mehrjähriger Uebung in dieser Reaktionsmethode selbst unter schwierigeren Verhältnissen (z. B. im Embryosack des Mais und von Ricinus) Zucker nachgewiesen habe, so glaube ich mit Bestimmtheit annehmen zu können, dass in der That das Epithel des Schildchens niemals Zucker oder Dextrin enthält, obgleich es die in Zucker verwandelte Stärke des Endosperms aufnimmt. Der Umstand, dass konz. Schwefelsäure zuweilen in dem Epithel eine rosenrothe Färbung hervorruft, kann nicht auf Gegenwart von Zucker gedeutet werden, denn die Schwefelsäure erzeugt diese rothe Färbung auch ohne Zucker in Berührung mit Eiweissstoffen. Diese letzteren finden sich während der Keimung immer in reicher Menge in den Epithelzellen, offenbar, weil sie diese Stoffe immerfort aus dem Endosperm aufnehmen und den Keimtheilen zuführen.

Auch Stärkekörnehen oder formlose Stärke findet sich niemals in dem Epithel, obgleich die geringsten Quanta dieses Stoffes mit grösster Sicherheit nachzuweisen sind, wenn man feine Schnitte in Kali erwärmt, mit Wasser auswäscht, mit Essigsäure neutralisirt und dann schwache Jodlösung zusetzt. Allein auch auf diese Art ist Stärke in dem Epithel niemals zu erkennen.

Nach diesen Thatsachen bleibt keine andere Deutung übrig, als die, dass die Lösungsprodukte der Endospermstärke bei ihrem Eintritt in die Epithelzellen sich so innig mit den stickstoffhaltigen Substanzen derselben mischen oder aber so rasch an das Parenchym des Schildchens abgegeben werden, dass sie nicht mehr nachzuweisen sind. Dieses Verhalten des Epithels wird doppelt auffallend, wenn man sieht, wie bei dem Beginn der Keimung sich das Parenchym des Schildchens selbst mit einer grossen Menge von kleinen Stärkekörnern erfüllt, deren Substanz doch nur aus dem Endosperm stammen kann, also durch das Epithel hindurehgegangen sein muss. Dass die in dem Parenchym des Schildchens auftretende Stärke darin nur transitorisch zur Ruhe kommt, folgt einfach aus dem Umstande, dass die Stärke in den wachsenden Keimtheilen immerfort verbraucht wird und dass immerfort neue Stärkemengen in die Wurzeln und Knospe übergehen.

Auch das Parenchym des Schildchens zeigt in dieser Beziehung eine Eigenthümlichkeit. Während es, wie ich glaube, über jeden Zweifel fest-

steht, dass die Substanz der Stärke durch das Parenchym des Schildchens den Keimtheilen zugeleitet wird, findet sich dennoch diese offenbar auf der Wanderung begriffene Stärke immer nur in Gestalt von Körnern. Da man nun nicht annehmen kann, dass die Stärkekörner als solche von Zelle zu Zelle wandern, so müsste man Stärkezucker oder Dextrin in den Zellen vermuthen, unter der Annahme, dass die Stärke sich in einen dieser Stoffe auflöst und so die Zellen durchsetzt. Allein diese Lösungsprodukte der Stärke finden sich niemals in den Zellen, in denen die Stärke wandert. Es bleibt daher räthselhaft, auf welche Art die Stärke durch die Zellen des Schildchens zu den Keimtheilen hingeht. Einigermassen erklärlich wird die Sache, wenn man annimmt, dass die Substanz der Stärkekörner in den Parenchymzellen des Schildchens sich jedesmal sogleich in Gestalt von Körnern niederschlägt, wenn sie eine Zellwand durchdrungen hat, dass die entstandenen Körner aber sich wieder lösen und die Lösung wieder die nächste Wand durchsetzt, um dort Körner zu bilden und so fort. Bei dieser Annahme ergiebt sich, dass möglicherweise das Lösungsprodukt der Stärke Zucker sein kann, dass aber diese gelösten Substanzen in jedem gegebenen Zeitmomente in unmessbar kleiner Menge vorhanden sind, weil sie in dem Maasse, als sie durch Auflösung der Stärkekörner in einer Zelle entstehen, auch sogleich die Zellwand durchsetzen, um sich in der nächsten Zelle wieder in Gestalt von Körnern niederzuschlagen. Auf diese Art würde es erklärlich, dass einerseits die Stärkesubstanz des Endosperms, welche sich in dem Parenchym des Schildchens findet, auf der Wanderung begriffen ist, dass man aber anderseits keine Lösungsprodukte derselben in jenen Zellen nachweisen kann. Uebrigens ist das Schildchen der Gräser keineswegs das einzige Beispiel für diese räthselhafte Erscheinung. Genau dasselbe findet in den Kotyledonen von *Phaseolus* während der Keimung statt. Ich habe schon in meinen Untersuchungen über die Keimung der Schminkebohne darauf hingewiesen, wie merkwürdig es sei, dass man in den Kotyledonen, wo doch die Stärkekörner in allen Lösungsstadien anzutreffen sind, gleichzeitig niemals Zucker nachweisen kann, während anderseits die bestimmtesten Beweise vorliegen, dass die Substanz der Stärkekörner in die Keimtheile übergeht, also auf der Wanderung begriffen ist, ohne dass man Lösungsprodukte derselben in diesen Zellen nachweisen könnte. Diese Erscheinungen werden um so interessanter, wenn man sich überzeugt, dass die Stärke in den sich streckenden Theilen der Keime grosse Mengen nachweisbaren Zuckers bildet, der in dem Maasse verschwindet, als er zum Aufbau der Zellwände benutzt wird.

Das aufsaugende Epithel am Keime der Gräser bietet endlich noch insofern eine interessante Seite dar, als diese Zellenschicht offenbar gleichzeitig mit der Fortleitung der stickstoffhaltigen, eiweissartigen Stoffe des Endosperms und der Lösungsprodukte der Endospermstärke beschäftigt ist und dabei weder die Eigenschaften des Parenchyms noch die der Leitzellen

der Gefässbündel besitzt. In dieser Hinsicht stimmt das Epithel am Schildchen der Gräser mit dem gleichnamigen Organe am Körper des Kotyledons der Palmen und mit der jungen Epidermis der Ricinuskotyledonen (und vieler anderen Keime), welche später sich zu wirklicher Epidermis ausbildet überein. In allen diesen Fällen übernimmt das aufsaugende Epithel die stickstoffhaltigen und stickstofffreien Reservestoffe des Endosperms, um sie dem Keime zu übergeben. In dem Keime selbst aber sind jederzeit zweierlei Gewebe zur Fortleitung der beiden Stoffgruppen bestimmt, indem die Leitzellen (Cambiform, Gittergewebe) der Gefässbündel die eiweissartigen Stoffe zu den Vegetationspunkten hinleiten, wo sie das Material für das neue Protoplasma liefern, während das Parenchym und vorzugsweise die stärkeführenden Schichten, welche die Gefässbündel begleiten, die Stärke zu den sich streckenden Geweben hinführen, um daselbst das Material zur Bildung des Zellstoffs der wachsenden Zellhäute zu liefern.

Bonn, den 2. März 1862.



## XXVII.

### Zur Keimungs-Geschichte der Dattel.

1862.

(Aus: „Botan. Zeitung“ von Mohl und Schlechtendal, 1. August 1862.)

Die hier mitzutheilenden Beobachtungen beziehen sich auf die Art, wie die im Endosperm von *Phoenix dactylifera* für den Keim reservirten Bildungstoffe während der Keimung in die sich entwickelnden Theile übergehen, sich metamorphosiren, die Gewebe durchwandern und endlich zur Ausbildung der ersten Wurzeln und Blätter verwendet werden. In dieser Richtung bietet die Keimung der Dattel einen merkwürdigen Fall dar, weil sie zeigt, dass der, in Gestalt mächtiger Verdickungsschichten der Endospermzellen bereits organisirte Zellstoff im Stande ist, noch einmal in den Kreislauf der Metamorphosen, wie sie den assimilirten Bildungstoffen eigen sind, einzutreten, sich aufzulösen, in Zucker und Stärke überzugehen, um endlich nochmals in Zellstoff verwandelt zu werden, indem die genannten Umwandlungsprodukte das Material zum Wachsthum der Zellhäute der sich entfaltenden Keimtheile liefern.

Ich setze hier die morphologischen Eigenthümlichkeiten, welche die keimende Dattel darbietet, als allgemein bekannt voraus<sup>1)</sup>. Was den Uebergang der Endospermstoffe in den Keim betrifft, so ist mir darüber nur eine Stelle in der Literatur bekannt, die sich in Hugo v. Mohl's *die structura palmarum* § 136 findet; sie lautet übersetzt: „Wenn der Same der Palmen keimt, so verlängert sich der Embryo, die hintere stumpf kegelförmige Extremität schwillt an, und die Höhlung des Albumens, in welcher der Embryo liegt, wird in demselben Maasse erweitert, als der Kotyledonarkörper des Embryo's wächst. Diese Erweiterung wird nicht dadurch bewirkt, dass das Albumen durch Feuchtigkeit erweicht oder zu einer Flüssigkeit aufgelöst würde und der Embryo dann das Flüssige aufsöge und endlich die Membranen der entleerten

---

<sup>1)</sup> Vergl. Mirbel, *Mémoires de l'Institut de France, Acad. des sciences* vol. 18 und Hugo v. Mohl, *historia nat. palm. de palmarum structura* § 136.

Zellen zurückschöbe, sondern alle Theile des Albumens, d. h. sowohl die Zellhäute als auch die Inhalte der Zellen werden in dem Maasse, als der Embryo wächst, aufgesogen, und dennoch wird der Theil des Albumens, den der Embryo nicht unmittelbar berührt, nicht erweicht oder sonst wie verändert. Das Albumen wird zwar etwas weicher, das ist aber nur dem Wasser, welches in den Samen dringt, zuzuschreiben, aber keiner chemisch-vitalen Aenderung des Albumens durch die Keimung und kommt auch im alten, todten in Wasser gebrachten Albumen vor. Obgleich ich weiss, dass Malpighi in seiner sehr klaren Beschreibung der Keimung von *Phoenix dactylifera* (*Opera posthuma*. London, fol. p. 72) angiebt, das Albumen werde erweicht, die Zellen ihrer Säfte entleert, während die Membranen zurückbleiben, so kann ich dennoch nicht umhin, das Gegentheil zu behaupten, gestützt auf das, was ich sehr genau bei der keimenden *Corypha frigida* und *Phoenix dactylifera* beobachtet habe.“

Andere hierher gehörige Angaben sind mir nicht bekannt; es ist aber vielleicht nicht überflüssig zu erwähnen, dass Mirbel in seiner unter dem Text citirten Abhandlung die bei der Keimung auftretende Stärke zwar abgebildet hat, dass er sie ihrer Natur nach aber nicht erkannte, da ich im Text und in der Figuren-erklärung die in den Zellen gezeichneten Körnchen nirgends als Stärke bezeichnet finde.

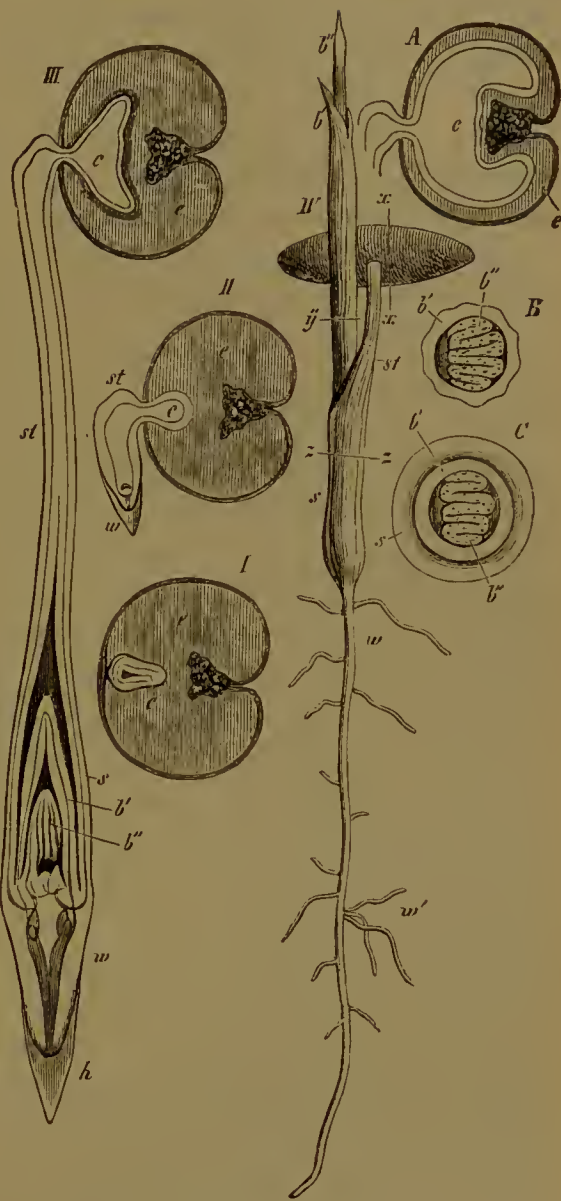


Fig. 41.

Keimung von *Phoenix dactylifera*. — I Querschnitt des ruhenden Samens — II, III, IV Keimungs-Stadien — IV in natürlicher Grösse. — A Querschnitt des Samenkorns von IV bei *xy*. — C ebenso bei *xy* — *e* das hornartige Endosperm — *s* Scheide des Kotyledonarblattes, *st* dessen Stiel — *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm auflöst und aufsaugt und den Raum desselben endlich ganz einnimmt — *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b' b''* die auf das Kotyledonarblatt folgenden Blätter; *b''* wird erstes Laubblatt, bei B und C die gefaltete Lamina desselben im Querschnitt. (Die Figur ist später publicirt.) Zusatz 1892.

1. Der Dattelkern vor der Keimung. Feine Schnitte durch den trockenen Samen unter Oel betrachtet, zeigen den Embryo aus sehr kleinen, sehr dünnwandigen Zellen gebildet, welche, wie der Verfolg zeigt, sämmtlich bei der Keimung eine sehr bedeutende Vergrösserung erfahren. Das Gewebe des Embryo's, in welchem man bereits Bündel gestreckter, enger Zellen als Andeutungen der späteren Gefässbündel erkennt, ist überall mit eiweissartiger Substanz und mit stark lichtbrechenden, kleinen Körnern erfüllt. Behandelt man feine Schnitte des Embryo's mit konz. Schwefelsäure so färbt sich die eiweissartige Substanz rosenroth und nach Zerstörung des Gewebes bleiben Oeltröpfchen übrig. Stärke und Gerbstoff findet sich im Embryo nicht, diese Stoffe treten erst mit beginnender Keimung auf.

Das Endosperm besteht aus den bekannten, verdickten Zellen; die primären Zellhäute sind leicht als doppelt konturirte Lamellen zwischen den dicken Verdickungssechichten zu erkennen (vergl. Fig. 42) und die Zellen lassen nirgends den kleinsten Interellularraum übrig, eine Eigenthümlichkeit, die, wie es scheint, bei dem Endospermgewebe allgemein ist und die darum erwähnt zu werden verdient, weil die Endospermzellen in ihrem physiologischen Verhalten sich dem Parenchym der dicken Kotyledonen endospermloser Keime anschliessen, zwischen dessen Zellen jederzeit (in den von mir untersuchten Fällen) luftführende Intereellularräume sich finden.

Die Verdickungssechichten der Endospermzellen scheinen aus einem sehr reinen Zellstoff<sup>1)</sup> zu bestehen, da sie sich ohne vorgängige Reinigung schön blau färben, wenn man feine Schnitte zuerst mit Jodlösung trinkt und dann Schwefelsäure zufließen lässt. Mit Jodlösung allein werden sie nicht gelb, mit Kupfervitriol getränkt und dann in Kali gebraecht, bleiben sie farblos. In konz. Schwefelsäure lösen sie sich unter starkem Aufquellen in kurzer Zeit.

Der Inhalt des ziemlich engen Lumens, welches die Zellstoffablagerungen der Endospermzellen übrig lassen, besteht aus Aleuronkörnern und fetthaltiger Grundmasse. Einwirkung von konz. Schwefelsäure färbt das Plasma rosenroth, während Oeltropfen bei der Auflösung des Gewebes übrig bleiben und in grössere kugelfunde Tropfen zusammenfliessen.

2. Verhalten der Bildungstoffe im wachsenden Keime der Dattel. Die stofflichen Veränderungen in ihrer Beziehung zur Entfaltung der Keimtheile geben, auch ohne dass man auf chemische Theorien einzugehen nöthig hätte, ein klares Bild von dem cansalen Zusammenhange der hier auftretenden Erscheinungen. Die Art, wie die Stoffe auftreten (in welchen Geweben und zu welcher Zeit), ihr Verschwinden aus gewissen Zellen verglichen mit dem Entwicklungsgange der einzelnen Organe, geben hinreichende Anhaltspunkte,

---

1) Dass man dieser Substanz neuerdings einen anderen Namen gegeben hat, ist für den hier verfolgten Zweck gleichzeitig. Zusatz 1892.



um die innere Beziehung zwischen den stofflichen Veränderungen und der Ausbildung der Organe zu erkennen. Ich habe zu diesem Zwecke sehr verschiedene Keimstadien, vom ersten Austreiben des Keimes bis zur Ausbildung des ersten grünen Blattes, womit hier das Ende der Keimungszeit gegeben ist, untersucht.

Indem ich die Art, wie das Endosperm als Nährstoff des Keims aufgezehrt wird, weiter unten beschreiben will, mag hier zunächst eine übersichtliche Zusammenstellung der Veränderungen, welche in dem wachsenden Keime selbst stattfinden, vorausgehen.

Das geringe Quantum von Stoffen, welche der sehr kleine Embryo der Dattel selbst enthält, kann höchstens für die allerersten Wachstumsakte hinreichen. Die in dem Endosperm abgelagerten Stoffe, welche während der Keimung beinahe gänzlich aufgesogen werden, geben offenbar das Material zu den Bildungsstoffen, welche nach dem Austritt des Wurzelendes bis zum Ende der Keimung in den sich entfaltenden Theilen zu finden sind und nach und nach zur Ausbildung derselben verbraucht werden. Die Keimpflanze hat die Fähigkeit, durch ein besonderes Sangorgan die Stoffe des harten Endosperms zu lösen und sie aufzusaugen, ähnlich wie die Schmarotzerpflanzen aus dem Gewebe der Nährpflanze die assimilirten Stoffe aufnehmen, ja die Verbindung zwischen Keim und Endosperm ist bei Weitem weniger innig, als die zwischen Schmarotzer und Nährpflanze zu sein pflegt. Wenn ich im Folgenden die Stärke und den Zucker, welche in den sich entfaltenden Keimtheilen auftreten, ohne Weiteres als Umwandlungsprodukte des Zellstoffs des Endosperms und theilweise des Oels betrachte, so gründet sich dies einfach auf die Betrachtung, dass der Keim unmöglich assimiliren<sup>1)</sup> kann und dass anderseits der aus dem Endosperm aufgesogene, irgendwie gelöste Zellstoff und das Oel, die einzigen Quellen sind, aus denen jene Bildungsstoffe abgeleitet werden können. Während die eiweissartige Substanz des Endosperms als solche in den Keim eintritt, wird dagegen der Zellstoff (und das Oel) in Traubenzucker und Stärke umgewandelt. Dass das Oel bei der Keimung sich nicht nur in Zucker, sondern auch transitorisch in Stärke umwandelt, habe ich früher gezeigt<sup>2)</sup>, und es ist kein Grund anzunehmen, dass dieselbe Metamorphose nicht auch mit dem wenigen Oel, welches im Dattelkern sich findet, eintreten sollte. Allein die Quantität von Zucker und Stärke, welche während der Keimung in dem Parenchym der Keimtheile auftritt, ist bei Weitem zu gross, um aus der Umwandlung

1) Ich verstehe unter Assimilation immer nur die Thätigkeit der Pflanze: aus unorganischen Substanzen unter Ausscheidung von Sauerstoff, organische Verbindungen zu erzeugen, eine Thätigkeit, die allein den chlorophyllhaltigen Organen und nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts zuzuschreiben ist.

2) Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen: botan. Zeitung 1859.

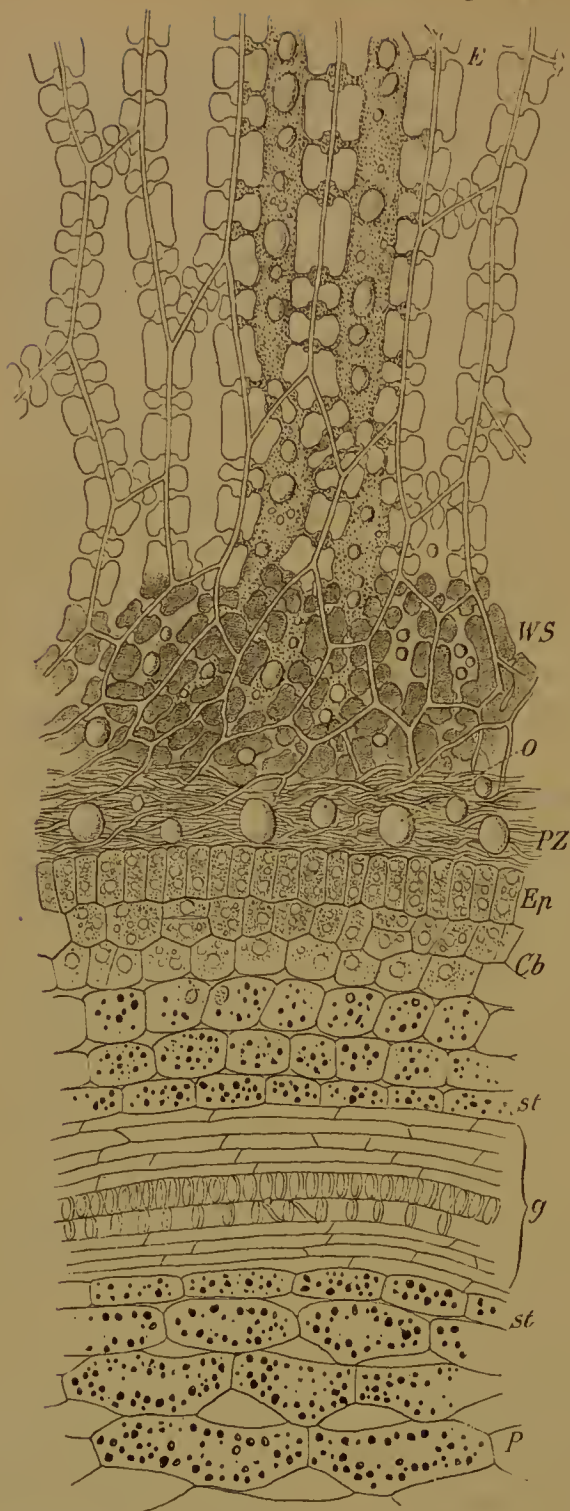


Fig. 42.

Ein Theil von III in Fig. 41 von der Grenze des Endosperms *E* bis *PZ* und des Saugorgans *Ep* bis *P*. — *E* unveränderte Endospermzellen; — *WS* erweichte Schicht des Endosperms mit Oeltropfen *O*. — *PZ* die nach der gänzlichen Auflösung und Aufsaugung der Verdickungsschichten des Endosperms übrig gebliebenen primären Zellhäute (Mittellamellen). — *Ep* Epithel des Saugorgans; — *Cb* die cambiumähnliche Schicht des Saugorgans, in Zelltheilungen begriffen. — *st* die das Gefäßbündel *g* umgebende Schicht des Saugorgans; *P* das Parenchym des Saugorgans aus lockerem Gewebe bestehend. — Die schwarzen Punkte bedeuten Stärkekörner.

der kleinen Menge fetten Oels des Endosperms abgeleitet zu werden. Es bleibt für die Hauptmasse des Zuckers und der Stärke, welche sich im Keime vorübergehend vorfinden, als Quelle nur der aufgesogene Zellstoff der Endospermzellen (Verdickungsschichten derselben) übrig. Mag nun diese Metamorphose des Zellstoffs in Traubenzucker und Stärke eine direkte, unmittelbare oder eine weitläufig vermittelte sein, immer wird der Ausdruck, dass bei der Keimung der Dattel Traubenzucker und Stärke als Umwandlungsprodukte des Zellstoffs auftreten, berechtigt sein. Dass Zellstoff auch auf künstliche Weise in Zucker verwandelt werden kann, ist bekannt, und dass dieser Zucker Stärke bilden kann, dafür spricht der Umstand, dass sowohl in den Pflanzen als auch auf künstlichem Wege die Stärke umgekehrt in Zucker sehr leicht übergeht. Es ist also von keiner Seite her ein Grund, daran zu zweifeln, dass die in dem Keime sich bildende Stärke aus dem Zellstoffe der Verdickungsschichten der Zellhäute des Endosperms entsteht.

a) Verhalten der eiweissartigen Substanz während der Keimung. Die Gegenwart von eiweissartiger Substanz wird, wie ich bereits mehrfach beschrieben habe<sup>1)</sup>, daran erkannt, dass in den Zellen eine violette Flüssigkeit entsteht, nachdem man den Schnitt mit Kupfervitriol getränkt, abgewaschen und dann in starke Kalilauge gelegt hat. Die Untersuchung von Quer- und Längsschnitten der einzelnen Theile der verschiedenen Keimungszustände führte zu folgendem Resultate, welches im Wesentlichen mit den entsprechenden Verhältnissen aller anderen von mir untersuchten Keime übereinstimmt.

Im Beginn der Keimung sind sämtliche Gewebe des Keims mit Eiweissstoffen erfüllt, aber nach einem von mir allgemein gefundenen Gesetze verschwindet die Reaktion jedesmal aus dem Parenchym, sobald dieses sich gestreckt hat, während die Gegenwart der Eiweissstoffe in den dünnwandigen Elementen der Gefässbündel auch nach der Streckung der Theile, in denen jene verlaufen, noch fort dauert. Wenn die grössere Zahl der Organe bereits definitiv gestreckt ist, so stellen dann jene Stränge dünnwandiger Zellen die Verbindung dar, zwischen dem aufsaugenden Epithel des Saugorganes einerseits und den Vegetationsherden der Wurzel und der Knospe anderseits, indem die genannten Gewebe gleich den erwähnten Zellensträngen Eiweissstoffe führen, deren Reaktion in dem gestreckten Parenchym der zwischenliegenden Theile nicht mehr zu finden ist. Aus diesem Verhalten schliesse ich, dass die dünnwandigen Zellen der Gefässbündel die Wege sind, auf denen die Eiweissstoffe vom Saugorgane her den jungen Theilen der Wurzeln und Knospe zugeführt werden.

Wenn der Keim erst einige Millimeter lang ist, findet sich eiweissartige Substanz in allen Zellen, dann streckt sich der obere Theil der Kotyledonarscheide, und sobald dies geschehen ist, erfolgt auch keine Reaktion auf Eiweissstoffe mehr in dem Parenchym dieses Theils. In einem mittleren Keimungsstadium, wie Fig. III, findet man die angegebene Reaktion in den beiden äussersten Zellschichten am Umfange des Saugorganes (*C*), welche die eiweissartige Substanz offenbar aus dem Endosperm aufnehmen, dann in den dünnwandigen Zellen der Gefässbündel vom Saugorgan an durch die Kotyledonarscheide hinab bis zu dem Knoten des Stammes (*S*); in dem kleinen Wurzelzapfen, in den Theilen der Knospe enthalten nicht nur die jungen Gefässbündel, sondern auch die noch nicht gestreckten Parenchymzellen Eiweissstoffe. Wenn sich aber später die Wurzel gestreckt hat, so erhält man dann in den fertig ausgewachsenen Parenchymzellen derselben keine Reaktion auf eiweissartige Substanz mehr, und in dem Maasse, als die ersten Blätter (*BS* und *B*) sich verlängern, hört auch in ihnen diese

---

1) Ueber einige neue mikrochemische Reaktionsmethoden: Wiener Sitzungsbericht 1859; neuere Angaben in Flora 1862.



Reaktion auf. Untersucht man Pflanzen am Ende der Keimung, wenn das erste grüne Blatt sich entfaltet hat, so findet sich eiweissartige Substanz nur noch in den jüngsten Blattanlagen, dem Urmeristem der Knospe und in den Wurzelspitzen.

Das Verschwinden der Eiweissstoffe aus dem Parenchym (und den dickwandigen Elementen der Gefässbündel) während der Streckung der betreffenden Theile könnte man allenfalls als ein bloss scheinbares betrachten, indem man annehmen könnte, dass die bedeutende Vergrösserung der Zellen eine Vertheilung der eiweissartigen Substanz auf einen weit grösseren Raum nach sich zieht und somit die in einem feinen Schnitt enthaltene Menge nun so gering sei, dass sie mit dem angegebenen Reagens nicht zu erkennen ist. Obgleich es nicht leicht ist, diesen Einwand direkt zu entkräften, ist es mir doch wahrscheinlicher, dass in der That die in dem jungen Parenchym enthaltenen eiweissartigen Stoffe während der Streckung eine chemische Umänderung erleiden. Dass Ueberreste dieser Stoffe in Gestalt einer feinen, granulösen Haut (des damals sogenannten Primordialschlauchs) an der Wand der fertig gestreckten Parenchymzellen noch vorhanden sind, zeigt die Reaktion mit Jod, welches diesen sich abhebenden Wandelbeleg gelb färbt und ihn so als eine noch stickstoffhaltige Substanz kennzeichnet. Selbst längeres Kochen in Kalilauge zerstört diesen Ueberrest des ursprünglichen, eiweissartigen Protoplasmas nicht und auch konzentrirte Schwefelsäure wirkt nur sehr langsam darauf ein; wenn man dünne Schnitte fertig gestreckter Theile mit konzentrirter Schwefelsäure behandelt, so werden die Zellwände in kurzer Zeit gelöst, wäscht man dann aus und setzt Jodlösung zu, so findet man die goldgelb gefärbten, körnigen Wandbelege noch unversehrt wieder.

b) Verhalten von Stärke und Traubenzucker während der Keimung der Dattel. Die Behandlung von Längs- und Querschnitten von Keimtheilen verschiedenster Entwicklungsgrade, mit Kupfervitriol und Kali zeigt durch das Eintreten oder Unterbleiben der Reduktion rothen Kupferoxyduls in dem Parenchym die Gegenwart oder die Abwesenheit von Traubenzucker an. Die Stärke lässt sich nur in den grösseren Zellen mit Jodtinktur ohne Weiteres nachweisen; um sie in dem sehr kleinzelligen Parenchym junger Theile kenntlich zu machen, wurden feine Schnitte erst in Kali erwärmt, mit Wasser ausgewaschen, dann Essigsäure zugesetzt und endlich verdünnte Jodlösung angewendet.

Schon bei der ersten Streckung der Kotyledonarscheide bei beginnender Keimung verschwindet das Fett aus den sich streckenden Zellen und statt dessen tritt Zucker auf. Das erst etwas später zur Ausdehnung kommende Parenchym des Saugorgans und des unteren Theils der Kotyledonarscheide findet man schon bei sehr jungen Keimen mit äusserst feinkörniger Stärke erfüllt.

Von jetzt an bis zum Ende der Keimung enthalten die Zellen des immerfort wachsenden Saugorgans sehr viel Zucker, der nur in dem Epithel und der darunter liegenden in Theilung begriffenen Schicht, so wie in den Gefässbündeln fehlt. Diejenige Parenchymschicht am Umfange des Saugorgans, in welcher die Gefässbündel verlaufen, enthält während der ganzen Keimungszeit Stärkekörner von nicht unbeträchtlicher Grösse und diese Zellen sind in fortwährender Ausdehnung begriffen. Ebenso führt das Parenchym der Kotyledonarscheide bis zum Ende der Keimung Zucker, während dieser Stoff in der Wurzel und den Blättern nur dann auftritt, wenn diese Theile sich strecken, um dann daraus zu verschwinden. Das Parenchym der Kotyledonarscheide ist offenbar das leitende Gewebe für den Zucker, den es aus dem Saugorgane zu den wachsenden Keimtheilen hinführt; nur so lässt es sich erklären, warum in jener auch dann noch immerfort Zucker zu finden ist, wenn ihre Zellen längst ausgewachsen sind. Aber in den zur Streckung vorbereiteten Keimtheilen geht der aus dem Saugorgan zugeleitete Zucker transitorisch in Stärke über. Der untere Theil der Kotyledonarscheide ist noch in Verlängerung begriffen, die Wurzel und die beiden ersten Blätter beginnen eben langsam zu wachsen; diese Theile enthalten in ihrem Parenchym Stärke; wenn die Wurzel sich gestreckt hat, ist die hier angedeutete Stärke völlig verschwunden, ebenso verschwindet sie aus dem ersten Scheidenblatte, wenn dieses sich streckt und die Kotyledonarscheide durchbricht; bei dem ersten grün werdenden Blatte tritt derselbe Prozess ein. In den beiden Blattgebilden verschwindet die Stärke zuerst aus den oberen Theilen, die sich zuerst ausbilden, während sie sich in den unteren Theilen, die langsam nachwachsen, bis zum Ende der Keimung vorfindet. Wenn am Ende der Keimung das Endosperm fast vollständig aufgesogen ist und das erste grüne Blatt sich schon entfaltet hat, trifft man nur noch im Parenchym des Staminknotens, in den Basaltheilen der beiden ersten Blätter und endlich in den sich bildenden noch sehr jungen Blättern reichlich Stärke an; auch führen um diese Zeit die sich noch streckenden Basaltheile der ersten Blätter neben Stärke Zucker. Alle fertig gestreckten Theile der am Ende der Keimung befindlichen Dattelpalme sind dann frei von Stärke und Zucker, deren sie nun nicht mehr bedürfen. In den Gefässbündeln, den sich theilenden Zellen des Umfangs des Saugorgans und in dem Urmeristem der Knospe und der Wurzelspitze findet sich niemals Stärke oder Zucker in nachweisbarer Form vor.

Das eben geschilderte Verhalten von Zucker und Stärke lässt sich, wie ich glaube, nicht anders deuten, als dass man annimmt, der aus dem Saugorgan stammende Zucker werde durch die Kotyledonarscheide den wachsenden Keimtheilen zugeführt, aber vor seinem Verbräuche in Gestalt kleinkörniger Stärke in denselben Zellen abgelagert, zu deren Wachsthum dieser Stoff verwendet werden soll.

c) Gerbstoff. Der ruhende Keim ist, wie erwähnt, frei von Gerbstoff; mit beginnender Keimung aber tritt ein solcher in dem jungen Parenchym auf. Dieser Gerbstoff giebt bei Behandlung feiner Schnitte mit Kali eine die betreffenden Zellen erfüllende braunrothe, schmierige Masse, bei Erwärmung in essigsaurem Eisenoxyd färbt sich dagegen der Inhalt der Gerbstoffzellen schmutzig grün. Im Saugorgan tritt erst später Gerbstoff auf, niemals fand ich ihn im Endosperm; dagegen erfüllen sich einzelne Parenchymzellen aller anderen Keimtheile zeitig mit Gerbstoff. In den ersten Keimstadien, wo das Parenchym noch äusserst kleinzellig ist, kann man bei der angegebenen Behandlung nicht bestimmen, in welchen Zellen der Gerbstoff liegt, da die Färbung sich in diffuser Weise über ganze Zellenkomplexe verbreitet. Dagegen kann man bei weiter entwickelten Keimen die einzelnen, mit Gerbstofflösung erfüllten Zellen des Parenchyms leicht erkennen. Sie sind in der Kotyledonarscheide, der Wurzel, dem Stammknoten und den Blättern unregelmässig zertreut, finden sich aber vorzüglich in der nächsten Umgebung der Gefässbündel und unter der Oberhaut.

Hier, wie bei anderen Keimen, wo ich den Gerbstoff während der Keimung als sich erst bildend vorfand (z. B. *Phaseolus*, *Vicia Faba*, *Ricinus*, *Pinus Pinea* u. s. w.), möchte ich denselben doch nur als ein Exkret betrachten, obgleich die Gerbstoffe in vielen Fällen als Glykoside erkannt worden sind und daher Wigand's Ansicht, wonach sie als eine Art Reservestoff betrachtet werden sollen, gewiss Beachtung verdient. Aber einen Stoff, der bei beginnender Entwicklung in den Organen der Keimpflanze entsteht, der während der folgenden Entwicklung gleichgültig in den Zellen liegen bleibt, sich also genau umgekehrt verhält wie die eigentlichen Bildungsstoffe (eiweissartige Substanz, Zucker, Stärke), kann man doch nicht wohl als auf gleicher Linie mit diesen Bildungsstoffen stehend betrachten, und es drängt sich die nahe liegende Frage auf, wozu denn gerade bei der Keimung, wo ja nachweislich alle echten Reservestoffe zur Bildung neuer Organe benutzt werden, ein neuer Reservestoff gebildet werden soll. Das hier Bemerkte möchte ich jedoch zunächst nur in Bezug auf diejenigen Fälle gesagt haben, wo der Gerbstoff sich erst während der Keimung im Keime selbst entwickelt.

3. Das Saugorgan. Der obere Theil des Kotyledonar-Blattes, welcher bei beginnender Keimung in der Endospermhöhle verbleibt und zuerst kugelig anschwillt, dann napfförmig wird und endlich eine der äusseren Gestalt des Endosperms entsprechende Form annimmt, bietet mehrere beachtenswerthe Eigenthümlichkeiten dar. Auffallend ist zunächst die Art seines Wachsthums, in so fern dieses durch Theilungen der zweiten Zellschicht und zum Theil der folgenden vermittelt wird. Die Theilungen finden vorzugsweise durch das Auftreten von Wänden statt, die auf dem Umfange des Organs senkrecht stehen, so dass die Vermehrung der Zellen vorzugs-



weise in den verschiedenen Richtungen der Oberfläche stattfindet. Diese unter dem Epithel liegende Schicht (Fig. 42, *Cb*) ist es, welche das lang andauernde Wachsthum des Saugorgans vermittelt, während anfänglich die Ausdehnung desselben durch Streckung der schon im Embryo vorhandenen Zellen (*P*) bewirkt wird. Diese Parenchymzellen erreichen besonders im Centrum des Organs (*c*, Fig. 41) eine sehr bedeutende Grösse und lassen sehr grosse luftführende Zwischenräume übrig, wodurch das Saugorgan ein schwammiges Ansehen erhält. Die Gefässbündel des Saugorgans sind die unmittelbaren Fortsetzungen der acht Bündel der Kotyledonarscheide und verlaufen nahe dem Umfange gewissermassen meridianartig. Die äusserste Zellenschicht, welche sich auf dem Scheidentheile des Kotyledons zu einer echten Epidermis mit kurzen Haaren und zahlreichen Spaltöffnungen ausbildet, nimmt dagegen auf dem Saugorgane einen nach Funktion und Form eigenthümlichen Charakter an. Die Zellen dieser äusseren Schicht des Saugorgans, welche also eine unmittelbare Fortsetzung der Epidermis ist, bleiben bis zum Ende der Keimung mittelst immer wiederkehrender Theilungen, durch senkrecht auf die Fläche gestellte Wände, in einem jugendlichen Zustande. In zum Saugorgan radialer Richtung ist ihr Durchmesser bedeutend grösser als in der Richtung der Fläche (Fig. 42, *Ep*). Die Wandungen bleiben immer sehr dünn. Ihr Inhalt besteht gleich dem der darunter liegenden, sich ebenfalls theilenden Zellen aus eiweissartiger Substanz, in welcher zahlreiche Oeltröpfchen enthalten sind. Das sehr Eigenthümliche dieses Epithels liegt, wie ich glaube, in dem Umstande, dass hier Zellen, welche in fortwährender Theilung begriffen sind, zugleich die so wichtige Funktion der Aufsaugung der Reservestoffe übernehmen. Dieses Epithel ist es offenbar, welches alle im Endosperm sich lösenden Substanzen aufnimmt, an die nächstinneren Schichten abgibt und so den Keim mit seinen Bildungstoffen versorgt.

Wenn sich durch das fortwährende Weiterwachsen in Folge von Zelltheilungen und Streckungen das Saugorgan der Dattel von dem der Gräser, wie ich es in einem früheren Aufsätze beschrieben habe<sup>1)</sup>, wesentlich unterscheidet, so stimmt dagegen das aufsaugende Epithel der Dattel mit dem der Gräser in einem Punkte überein, den ich dort weitläufiger besprochen habe. Auch hier ist man nämlich nicht im Stande, in dem Epithel (und der darunter liegenden Schicht) diejenigen Stoffe zu erkennen, welche das Epithel aus dem Endosperm aufnimmt und dem Parenchym des Saugorgans übergibt. Man findet in seinen Zellen keinen Zucker und keine Stärke, während sich diese Umwandlungsprodukte des Zellstoffs des Endosperms in dem Parenchym des Saugorgans vorfinden und offenbar in irgend einer Form durch das

1) Botan. Zeitung 1862, No. 19.

Epithel gegangen sein müssen. In Bezug auf die etwa mögliche Erklärung dieses Verhaltens verweise ich auf die unten citirte Arbeit.

4. Verhalten des Endosperms bei der Keimung. Während das Saugorgan sich ausbreitet, wird fortschreitend eine dasselbe umgebende Schicht des hornigen Endosperms erweicht; die erweichte Schicht ist ungefähr 1 mm breit und zeigt eine teigartige Beschaffenheit, die es selbst bei sehr scharfem Messer unmöglich macht, dünne Schnitte davon herzustellen. Die Erweichung ergreift nicht jedesmal eine ganze Zelle, sondern die Erweichungsgrenze durchschneidet die Zellen so, dass diese noch theilweise hornig bleiben. Bei hinreichender Vergrößerung sieht man zunächst auf dem Epithel des Saugorgans eine scheinbar aus welligen Fasern verwebte Schicht (*PZ* in Fig. 42), welche von einer scheinbar homogenen schleimartigen Schicht umgeben ist, die ihrerseits von dem noch harten Endosperm umschlossen wird. Bei sorgfältiger Betrachtung hinreichend dünner Schnitte gelingt es aber, die doppelt konturirten primären Häute von den noch hornigen Endospermzellen bis in die erweichte Schicht zu verfolgen und in dieser selbst die primären Häute noch in Gestalt geschlossener Zellen zu erkennen; dass innerhalb dieser noch vorhandenen primären Häute die erweichten Verdickungsschichten als schleimig gewordener Zellstoff noch vorhanden sind, lässt sich leicht dadurch beweisen, dass man das Präparat mit Jodlösung trinkt und dann Schwefelsäure zufließen lässt; die teigige Schicht wird dabei schön blau, aber nicht homogen, sondern wolkig und die primären Häute bleiben farblos. Ich hoffte, den Erweichungsvorgang an der Grenze zwischen dem hornigen und teigigen Theile des Endosperms verfolgen zu können, fand mich aber getäuscht; selbst meine besten Präparate gaben zu undeutliche Bilder und die in Fig. 42 bei *WS* gegebene Darstellung ist nach einzelnen Vorkommnissen zusammengestellt, die ich in der gezeichneten Art glaube deuten zu müssen; gewiss scheint mir, dass der Zellstoff der Verdickungsschichten selbst in der Nähe des aufsaugenden Epithels nicht zu einem völlig homogenen Brei innerhalb einer primären Zellohaut zusammenfließt, sondern dass die Verdickungsschichten sehr stark aufquellen; zuweilen erkennt man noch etwas von dem Lumen der früheren Zelle, welches von eiweissartiger Substanz und Oeltropfen erfüllt ist. Dass mit dem schleimigen Zellstoff auch eiweissartige Substanz in der erweichten Schicht gemischt ist, zeigt die dunkelviolette Färbung, welche die Schicht mit Kupfervitriol und Kali annimmt. Die in der erweichten Schicht deutlich wahrnehmbaren primären Zellhäute lassen nun auch keinen Zweifel mehr über die Bedeutung der scheinbar faserigen Schicht, welche das aufsaugende Epithel umgiebt (Fig. 42 *PZ*); diese besteht aus den zusammengeschobenen, völlig entleerten primären Häuten der Endospermzellen, welche man aus der erweichten Schicht bis in die fragliche Schicht hinein deutlich verfolgen kann. Damit stimmt es auch völlig, dass diese Schicht bei zuneh-

mendem Wachstume des Saugorgans immer dicker wird, weil die Zahl der entleerten und zusammengedrückten primären Häute immer bedeutender wird, je weiter das Saugorgan vorrückt.

In welcher Form nun eigentlich der Zellstoff in das Saugorgan aufgenommen wird, war mir unmöglich, zu ermitteln. In der erweichten Schicht, wo offenbar nicht nur eine Erweichung, sondern auch eine Verflüssigung der Zellstoffmasse eintreten muss, konnte ich keinen Traubenzucker finden, obgleich man annehmen darf, dass der Zellstoff sich in Traubenzucker umwandelt, bevor er von dem Epithel aufgesogen wird. Gewiss ist, dass die Verdickungsschichten der Endospermzellen auch in dem Zustande stärkster Erweichung noch aus Zellstoff bestehen, und da man in den Schichten *WS* bis *PZ* unserer Fig. 42 kein Lösungsprodukt des Zellstoffs nachweisen kann, so darf man schliessen, dass die Auflösung langsam stattfindet und dass die kleinen Mengen von Lösung, (vielleicht Traubenzucker) sogleich von dem Epithel aufgesogen werden; so dass also das Lösungsprodukt des Zellstoffs sich in den erweichten Schicht niemals so stark anhäufen würde, um nachweisbar zu sein.

Was die Aufsaugung der Oeltropfen betrifft, so scheint es, als ob dieselben nicht erst in einen in Wasser löslichen Stoff übergingen, sondern als ob sie in Form von Oel aufgesogen würden; dafür spricht der Umstand, dass die Oeltropfen in grosser Menge in der Schicht der zusammengedrückten primären Zellhäute liegen, und oft unmittelbar an das Epithel sich anlegen, und ferner, dass die Zellen des aufsaugenden Epithels und der darunter liegenden Schicht des Saugorgans immerfort Oeltröpfchen enthalten.

Da die Verdickungsschichten der Endospermzellen nur in der unmittelbaren Nähe des immer vorrückenden Saugorgans erweichen, so dürfte wohl die nächste Ursache der Erweichung in dem Saugorgane selbst zu suchen sein. Läge diese Ursache in dem Endosperm allein, so müsste die genaue Coincidenz auffallen, womit die Erweichung des Endosperms dem Wachstume des davon ganz unabhängigen Saugorgans entspricht. Dieser Umstand macht es eher wahrscheinlich, dass das Epithel einen Stoff [Ferment, Enzym] an die nächsten Endospermzellen abgibt, der die Lösung des Zellstoffs bewirkt.

5. Schliesslich möge eine Uebersicht der Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung, mit Hinweisung auf meine früher veröffentlichten Keimungsgeschichten, Raum finden.

a) Die im Endosperm enthaltenen stickstoffhaltigen und stickstofflosen Bildungstoffe gehen unter Vermittelung eines aufsaugenden Epithels in den wachsenden Keim über; die stickstofffreien (hier Zellstoff und fettes Oel)



erscheinen innerhalb des Keimes als Traubenzucker und Stärke wieder, während die eiweissartige Substanz auch nach ihrem Uebergang in den Keim noch als solche zu erkennen ist. So wie das fette Oel der ölhaltigen Samen bei der Keimung in Stärke transitorisch übergeht, bevor es aufgebraucht wird, ebenso geschieht dies mit der Substanz des Zellstoffs bei der Dattel; dem entsprechend tritt bei der Keimung inulinhaltiger Knollen vorübergehend Stärke auf (Keimung der Knollen von *Dahlia variabilis* in Jahrb. f. w. Bot. in meiner Arbeit: Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern).

b) Während in dem Endosperm, so wie in den Kotyledonen endospermloser Keime die eiweissartigen Substanzen und Stärke und fettes Oel in denselben Zellen zusammengelagert sind, und während die Stoffe beider Klassen durch dieselben Zellen des aufsaugenden Epithels aufgesogen werden, tritt dagegen bei der Fortleitung innerhalb des Keimes zu den wachsenden Organen hin eine strenge Sonderung ein: Die eiweissartigen Substanzen wandern in den dünnwandigen Zellen der Gefässbündel zu den Orten hin, wo neue Gewebmassen sich bilden; die stickstofflosen Substanzen (Stärke, Zucker, Oel) dagegen nehmen ihren Weg durch das Parenchym und vorzugsweise durch diejenigen Schichten desselben, welche die Gefässbündel unmittelbar umgeben; in den noch wachsenden jungen Organen angelangt, treten sie in die mit eiweissartiger Substanz erfüllten Zellen derselben ein.<sup>1)</sup>

c) Bei der Streckung der schon vorgebildeten Organe, d. h. bei der durch Zellhautwachsthum bedingten Ausdehnung macht sich eine allgemein gesetzliche Erscheinung geltend: Die Stärke und der Zucker verschwinden bei vollendeter Streckung aus den Zellen vollständig, während die Substanz des an eiweissartigem Stoff reichen Protoplasmas während der Streckung eine wesentliche Umänderung erfährt. Aus diesem Verhalten ziehe ich (vergl. meine Keimungsgeschichte der Schminkbohne 1859. p. 56 u. 57) den Schluss, dass Stärke und Zucker das Material liefern, aus welchem die Zellhäute sich bilden, dass dagegen die eiweissartigen Substanzen der Endosperme und Kotyledonen das Material zur Bildung des Protoplasmas der jungen Gewebmassen hergeben, und dass das Protoplasma, indem es die Zellhaut aus den ihm zugeführten Stoffen (Stärke, Zucker, Oel?) bildet, selbst abgenutzt und umgeändert wird. Es dürfte nach dem Obigen gerechtfertigt sein, diejenigen Stoffe, welche entweder

---

<sup>1)</sup> Meine Untersuchungen an älteren einjährigen Pflanzen und über die Ernährung verschiedener Früchte haben mich zu dem Resultate geführt, dass die oben angegebene Art der Wanderung assimilirter Bildungsstoffe als allgemeines Gesetz zu betrachten ist.

unmittelbar oder mittelbar das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern, nämlich Stärke, fettes Oel, Inulin, Zucker, und den als Reservestoff abgelagerten Zellstoff selbst, mit einem ihrer physiologischen Bedeutung entsprechenden gemeinsamen Namen als „Zellstoffbildner“ oder „Zellhautbildner“ zu benennen, während dem entsprechend die eiweissartigen Substanzen als „Protoplasmabildner“ betrachtet werden können.

d) Die bei der Keimung entstehenden und nicht wieder verschwindenden Gerbstoffe sind als Auswurfstoffe zu betrachten.

Bonn, 10. Juni 1862.

## XXVIII.

### Ueber die Keimung des Samens von *Allium Cepa*.

1863.

(Aus: Botanische Zeitung von Mohl und Schlechtendal, Februar 1863. Mit Korrekturen.)

#### I. Der ruhende Same.

Die Samenschale von *Allium Cepa* ist von einem, sich hornartig schneidenden Endosperm erfüllt, in welchem der fadenförmig walzenrunde Keim schneckenförmig gewunden eingebettet liegt (Fig. 43 I u. Ib).

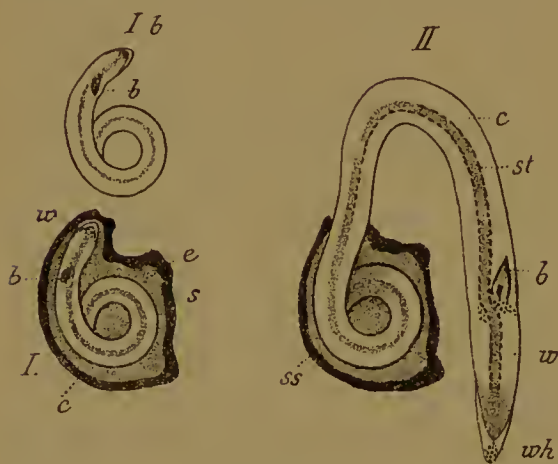


Fig. 43.

I Längsschnitt des reifen Samens; Ib der Embryo desselben. II ein frühes Keimungs-Stadium — überall ist: s Samenschale, e das Endosperm, w die Wurzel, wh Wurzelhaube, b die Knospe, c Kotyledon (schwach vergrößert).

Die Endospermzellen sind vorzugsweise an den Kanten stark verdickt und an den Wandflächen mit einer sehr geringen Anzahl von Porenkanälen versehen, deren Verschluss durch die primäre Zellwand überall deutlich zu sehen ist (vergl. Fig. 44, A, B, C). Die Verdickungsmasse der Zellwände lässt keine Schichtung erkennen; nach Durchtränkung mit Jodlösung und späterem Zusatz von starker Schwefelsäure färbt sie sich schön und rein blau, sie besteht also, wenigstens der Hauptmasse nach, aus unveränderter

Cellulose; hierdurch unterscheidet sich das Endospermgewebe von *Allium Cepa* wesentlich von dem der *Cerantia Siliqua*, mit dem es in mancher Hinsicht einige Aehnlichkeit bietet.

Das Lumen der Endospermzellen ist von dreierlei Gebilden erfüllt: dem grossen, flachen Zellkern, von rundlichen, stark lichtbrechenden Aleuron-



körnern, welche die Hauptmasse des Inhalts ausmachen und endlich einer scheinbar homogenen Grundmasse, in welcher die Körner eingebettet sind

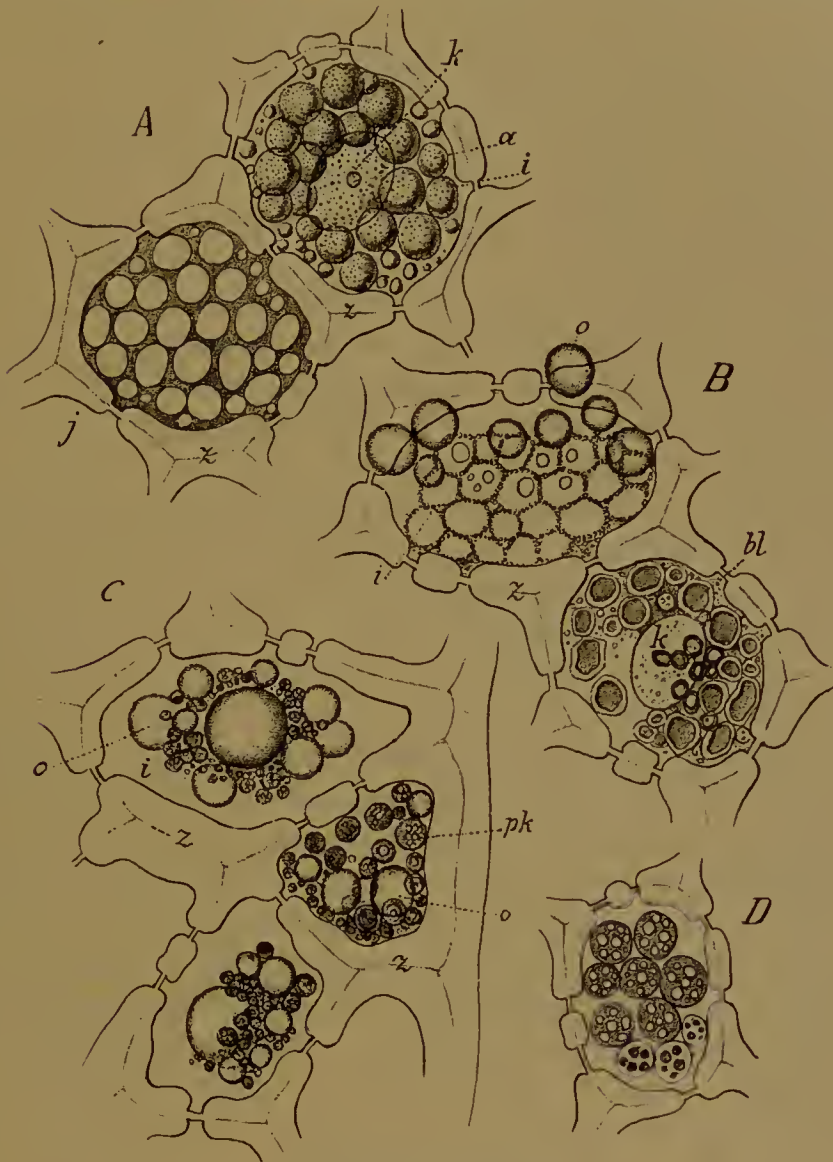


Fig. 44.

Querschnitte des Endosperms des ruhenden Samens. — *A* rechts obere Zelle zeigt die Aleuronkörner unverändert unter Baumöl, *k* der Zellkern, *zz* Verdickungen der Zellwände. — Die Zelle *A* links unten zeigt die Aleuronkörner durchschnitten in der dunkel gezeichneten Grundmasse liegend. — *B* von einem mit Essigsäure behandelten Schnitt. — *C* von einem mit essigsaurem Cochenillcauszug behandelten Schnitt.

und welche alle Lücken zwischen ihnen und der Zellwand erfüllt; sie besteht neben einer sehr geringen Quantität von Protoplasma aus Fett<sup>1)</sup>.

1) In Folge der Anwendung wasserhaltigen Schwefeläthers hatte ich trotz langwieriger Untersuchung die Aleuronkörner für Fettkörner gehalten, was ich bereits in der 2. Auflage meines Lehrbuches nach Pfeffer's Untersuchung korrigirt habe. Zusatz 1892.

Der Embryo. Die Wurzel nimmt nur einen kleinen Theil seiner ganzen Länge ein (Fig. 43, *w*), sie ist mit einer deutlich ausgebildeten Wurzelhaube versehen; der ganze übrige, schneckenförmig gewundene Theil des Keims gehört dem Kotyledon (Fig. 43, *c*). In der kleinen basilären Höhlung des Kotyledons liegt die Knospe mit einer einzigen, wenig entwickelten Blattanlage (Fig. 43, *b*); wie die Untersuchung einer grösseren Zahl von Keimen zeigte, ist ungefähr bei der Hälfte derselben die Knospe auf der konvexen, bei der anderen Hälfte auf der konkaven Seite gelegen (vergl. Fig. 43 *I* und *Ib* bei *b*).

Sämmtliche Zellen des Keims sind sehr dünnwandig. Durch ihre Form, Lagerung und verschiedene Erfüllung bilden sie bereits im ruhenden Keim fünf verschiedene Gewebeformen: die periphere Schicht an der Wurzel und dem Kotyledon entspricht der künftigen Oberhaut und ist vorwiegend mit eiweissartiger Substanz erfüllt, die Zellen schliessen mit ihren Kanten dicht zusammen; das künftige Parenchym der Wurzel und des Kotyledons besteht aus kurzen, in deutlichen Längsreihen geordneten Zellen, deren Längskanten luftführende Intercellularräume bilden und deren Inhalt den Endospermzellen ähnlich in Körnern besteht, die in einer homogenen Grundmasse liegen; die Körner sind, der geringeren Grösse der Zellen entsprechend, kleiner als die des Endosperms. In der Achse der Wurzel und des Kotyledons verläuft die Anlage des ersten Gefässbündels, dessen Zellen eng, langgestreckt und vorwiegend mit eiweissartiger Substanz erfüllt sind; diese Zellen bilden keine Intercellularräume; erst bei der Keimung differenzieren sich die Elemente dieses Stranges, in dem die axialen Reihen sich in Gefässe umbilden, die im Umfang des Stranges liegenden zu dünnwandigen, kambiformen Leitzellen werden. Eine vierte Gewebeform bildet das embryonale Gewebe (Urmeristem) der Wurzelspitze und der Knospe, dessen Zellen mit eiweissartiger Substanz erfüllt sind; eine fünfte Gewebeform stellt die Wurzelhaube dar.

## II. Die Keimung.

Formveränderungen. Die Entwicklung des Keims beginnt mit der Streckung des unteren und mittleren Kotyledonartheils; dadurch wird zunächst das Wurzelende des Keims sammt der Knospe aus der Samenschale hinausgeschoben. Da aber der abgefallene Same, seiner Gestalt entsprechend, gewöhnlich so liegt, dass das Wurzelende des Keims nach oben sieht (diese Lage ist durch Fig. 43 u. Fig. 45 bei 1 bis 5 repräsentirt), so erfolgt der Austritt des Wurzelendes bei der Keimung ebenfalls gewöhnlich aufwärts (Fig. 45, 1); erst wenn sich der hinausgeschobene Keimtheil auf 4—6 mm verlängert hat, tritt eine von der Schwerkraft bedingte Abwärtskrümmung ein, wodurch die Wurzelspitze dem Boden zugekehrt wird. Diese

Krümmung erfolgt aber niemals an der Wurzel selbst; sondern sie findet an dem in Streckung begriffenen Theile des Kotyledons, der bereits ausserhalb des Samens liegt, statt. Es ist also hier wie bei der Dattel ein Blattgebilde, der Kotyledon, der bei seiner Streckung nach dem Austritt aus dem Samen die durch Schwerkraft vermittelte Krümmung ausführt, wodurch die Wurzel und die Keimknospe in die zu ihrer weiteren Entwicklung nöthige Lage gebracht werden. Wenn bei der gegebenen Organisation dieser Keime die Wurzel sich zuerst streckte und sogleich abwärts krümmte, wie bei Gräsern, Leguminosen, Cucurbitaceen u. s. w., so wäre gar nicht abzusehen, wie es der Keimknospe dann gelingen sollte, in die zu ihrer weiteren Entwicklung nöthige Lage zu kommen; während der thatsächliche Vorgang, der von dem bei den letztgenannten Pflanzen wesentlich abweicht, das Problem in der einfachsten Weise löst und erkennen lässt, in wie zweckentsprechender Art hier die Reihenfolge der Streckung mit der übrigen Organisation zusammenhängt. Während nun bei der Dattel der Kotyledon immer unter der Erde bleibt, ist dagegen der von *Allium Cepa* dazu bestimmt, über die Erde hervorzutreten, am Lichte grün zu werden und sich so zum ersten Assimilationsorgan umzubilden, während seine organische Spitze zugleich noch, wie bei der Dattel, im Samen verharret, um das Endosperm auszusaugen; erst wenn beides geschehen ist, wird auch die aufsaugende Spitze des Kotyledons, welche bisher schneckenförmig aufgerollt im Endosperm liegen blieb, herausgezogen. Diese drei Dinge, die Beförderung des Kotyledons an das Licht, das Verharren seiner aufsaugenden Spitze im Endosperm und ihr endliches Ausschlüpfen aus demselben werden in überaus zweckmässiger Weise durch die Art, wie sich der Kotyledon durch Streckung verlängert, bewirkt. Wenn nämlich die genannte Krümmung des Kotyledons stattgefunden hat, so wachsen zunächst beide Schenkel in ganz gleichem Schritte weiter in die Länge; die Krümmungsstelle wird dabei zu einem scharfen, spitzen Knie. Das schneckenförmige Ende des Kotyledons ist im Samen festgehalten, seine Basis aber dadurch, dass die Wurzel nun im Boden sich befestigt, ebenfalls auf einen bestimmten Punkt fixirt. Bei der Verlängerung der beiden Schenkel des spitzwinklig gekrümmten Kotyledons ist also nur das Knie, wo der dünne aufsteigende Schenkel in den dickeren absteigenden übergeht (Fig. III und Fig. 3, *kn*), einer Verschiebung fähig, die zugleich nur nach oben erfolgen kann, weil vermöge der Ursache, welche die ursprüngliche Krümmung bewirkte, die Konvexität immer nach oben sieht. Indem nun durch die vereinte Kraft der sich verlängernden Schenkel die Kniespitze emporgeschoben wird, durchbohrt diese die Bodendecke, in welcher der Same keimt und bald treten beide Schenkel des Kotyledons an's Licht, in dem sie sich dann noch längere Zeit in gleichem Grade verlängern. Im Parenchym des Kotyledons bildet sich nun das erste Chlorophyll, zugleich saugt sein schneckenförmiges Ende das Endosperm aus und die erste Wurzel erreicht im Boden



ihre definitive Länge. Ein weiteres Verharren des Saugorgans im Endosperm wird unnöthig: der absteigende dickere Schenkel (der basiläre Theil) des Kotyledons fährt noch immer fort, sich zu verlängern, während nun die Streckung des aufsteigenden dünneren Schenkels aufhört oder doch langsamer wird. Dadurch wird natürlich ein Spannungszustand bewirkt: der mit seinem unteren Ende fixirte dickere Schenkel übt bei seiner fortschreitenden Verlängerung einen aufwärts gerichteten Zug an der Knieheugung aus, der dahin strebt, den dünnen nun zu kurzen Schenkel nach oben zu ziehen; da dieser aber mit seinem unteren Ende noch im festliegenden Samen befestigt ist, so wird er wie eine Sehne gespannt, während der sich verlängernde Theil sich krümmt. Je stärker bei fortschreitendem Wachsthum diese Krümmung wird, deso stärker wird auch der Zug, und wenn dann das entleerte und erweichte Endosperm die schneckenförmige Spitze des Kotyledons nicht mehr festzuhalten vermag, so schlüpft sie endlich, dem Zuge folgend, aus dem Samen heraus, sie schnellst aus der Erde hervor, indem sich der durch Spannung gekrümmte dickere Schenkel grade streckt (vergl. Fig. 45, III, 5, 6); dann erhebt sich der nun befreite dünne Schenkel, der am anderen wie eine Peitsche hängt, und so erscheint nun der Kotyledon endlich als das erste grüne Blatt mit in die Luft hinausragender Spitze, deren schneckenförmiger Theil bald vertrocknet.

Wenn der Same bei zu geringer Deckung nicht hinreichend festliegt, so wird der dünne Schenkel sammt dem daran sitzenden Samen durch die Spannung aus der Erde hervorgezogen und so der Same selbst an die Luft gebracht (Fig. 6), wo er vorzeitig austrocknet; dadurch wird der fernere Uebergang seiner Nährstoffe in das schneckenförmige Saugorgan gehindert und die Kraft der ferneren Entwicklung des Keims geschwächt; es tritt dies deutlich hervor, wenn der genannte Prozess zeitig eintritt, noch bevor der Kotyledon grün geworden ist.

Im normalen Verlauf ist es leicht, das Ende der Keimung bei *Allium Cepa* zu bestimmen, was bei anderen Keimungen nicht immer so einfach geschehen kann. Da ich nämlich das Charakteristische aller Keimungsprozesse darin finde, dass die Keimtheile sich auf Kosten assimilirter Reservestoffe ernähren, so folgt, dass das Ende der Keimung dann eintritt, wenn der Keim aufhört, weitere Nahrung aus dem Reservestoffbehälter (hier dem Endosperm) aufzusaugen. Dieser Moment tritt bei *Allium* natürlich dann ein, wenn das schneckenförmige Ende des Kotyledons durch die Spannung des dickeren Schenkels aus dem Samen und aus der Erde hervorgezogen wird.

Die Wurzel des Keims beginnt, wie erwähnt, erst dann sich rascher zu strecken, wenn durch die Krümmung des Kotyledons ihre Spitze schon abwärts gekehrt ist (Fig. IIb); sie wächst dann schnell abwärts und erreicht um die Zeit, wo das Saugorgan den Samen verlässt, beinahe ihre definitive Länge, ihr Wachsthum wird sehr langsam und erlischt bald vollständig.

In dem durch Fig. *III* und 3 dargestellten Entwicklungszustande, wo das Längenwachsthum des Kotyledons noch lange nicht beendet ist, findet man in der Oberhaut desselben die verschiedensten Bildungszustände von Spaltöffnungen; die Bildung von Wurzelhaaren tritt später ein und bleibt auf den oberen Theil der Wurzel beschränkt. Das schneckenförmige Saugorgan zeigt keinerlei Neubildungen; die Cuticula, welche auf dem übrigen Kotyledon bald eine nicht unbedeutliche Dicke erreicht, setzt sich auch auf das Saugorgan fort, bleibt aber auf diesem äusserst dünn; auch wandelt sich die äussere Schicht dieses Theils nicht in Epidermis um. Das Parenchym des Kotyledons und des oberen Theils der Wurzel vermehrt, wie es scheint, die Zahl seiner Zellen bei der Keimung nicht; das embryonale Parenchym dehnt sich in die Breite und noch mehr in die Länge aus; während dabei die Zellwände zugleich dicker werden. Zelltheilungen habe ich während der Streckung des oberen Wurzeltheils und des ganzen Kotyledons nicht gesehen und

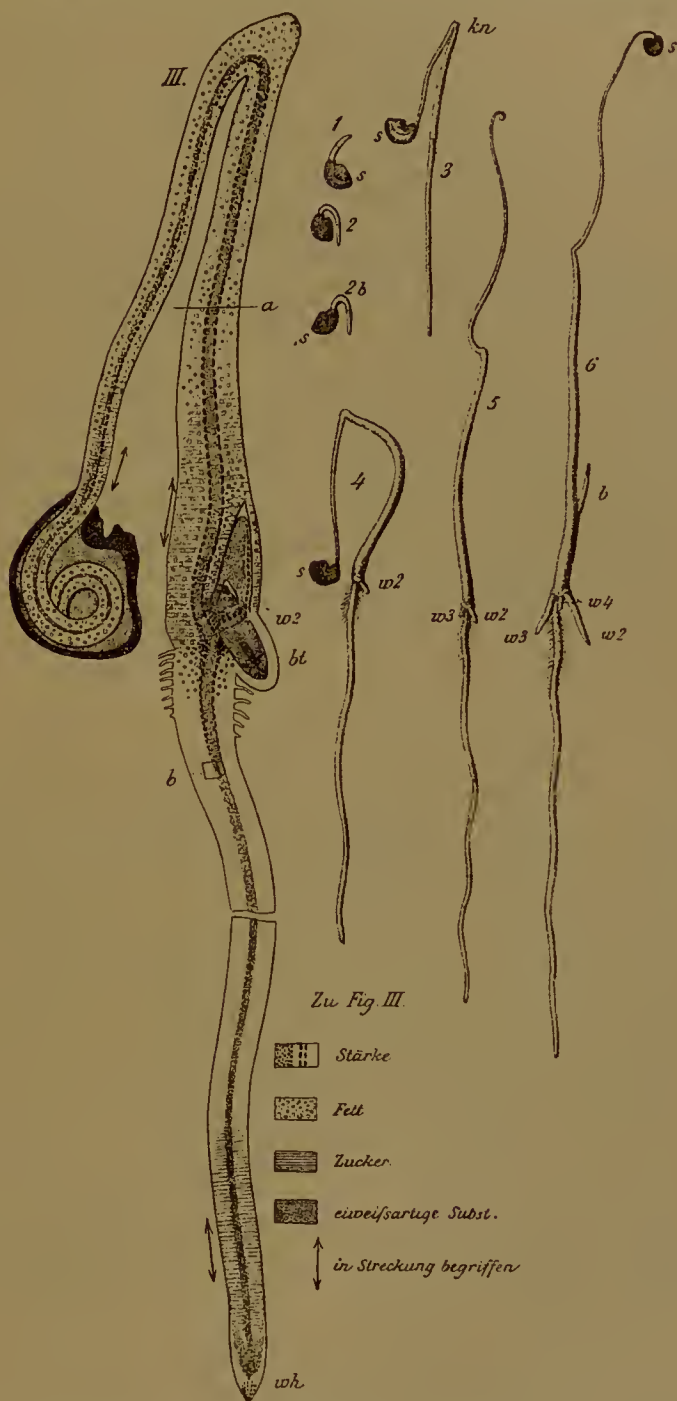


Fig. 45.

Verschiedene Keimungszustände des Samens 1—6. *III* der Zustand 3 vergrößert; die zweispitzigen Pfeile bezeichnen die Stellen der lebhaften Streckung —  $w^1$  bis  $w^4$  die Nebenzurzeln in ihrer Entstehungsfolge —  $bt$  in *III* der Parenchymbeutel (Wurzelscheide) der zweiten Wurzel. — Die Zeichen rechts neben der Wurzel von *III* bedeuten die Stoffe, die in Fig. *III* ihrer Vertheilung nach dargestellt sind; halb schematisch, sehr verkürzt.

die Breiten- und Längenzunahme der Parenchymzellen reicht hin, die Vergrößerung der genannten Theile zu erklären.

In dem Zellenstrange, der als Gefäßbündelanlage die Achse der Wurzel und des Kotyledons durchzieht, scheint bei der Keimung ebenfalls keine Vermehrung der Zellen, wenigstens keine der Längsreihen stattzufinden; die Entscheidung darüber ist nicht leicht. In den Zellenreihen des axilen Stranges tritt bei fortschreitender Keimung neben der Erweiterung und Verlängerung, die sie erfahren, eine Differenzirung der Haut und des Inhalts ein, indem mehrere Längsreihen sich im Gefässe, die übrigen in Leitzellen umwandeln. In der Wurzel bildet sich ein weites, genau in der Achse liegendes Treppengefäß, dessen diametral entgegengesetzten Längslinien sich noch zwei Gruppen dünnerer und einfacher gebildeter Gefässe anlegen. Die dünnwandigen Zellen, welche das so entstandene Gefäßbündel umgeben, sind dünnwandige, cambiforme Leitzellen; die sie umgrenzende Parenchymschicht ist nicht deutlich als Gefäßbündelscheide ausgebildet. Im Kotyledon ist die Ausbildung des Gefäßbündels anders. Fig. 46 zeigt den Querschnitt desselben aus dem Keimungsstadium Fig. 45 und in der Gegend *a*. Die ursprünglich ganz gleich aussehenden Zellen des Bündels haben sich in der durch die Zeichnung repräsentirten Art differenzirt. Die Gefässe *g*, Fig. 46, entstehen zuerst nicht genau in der Achse des Bündels und vermehren sich bis auf 10 oder 12; sie sind sämmtlich Spiralgefässe, an denen ich ebenso wenig wie in der Wurzel eine Endigung auffinden konnte. Hier, wie in der Wurzel, verschwindet gleich nach Vollendung der Zellwand der flüssige Inhalt. Die um die Gefäßgruppe herumliegenden Zellen des Bündels im Kotyledon (46, *a*) sind wieder zweierlei Art; die mit *ll* bezeichneten beiden Gruppen sind enger und haben dickere Wände, deren gelblicher weisser Glanz sie von den dünneren Wänden der umliegenden Zellen unterscheidet. Zellformen, die man als Bast betrachten könnte, treten im Gefäßbündel des Keims von *Allium Cepa* nicht auf, ebenso fehlen sie allen Gefäßbündeln der späteren Blätter und der Zwiebel; nur im Blüthenschafte sah ich zuweilen eine Andeutung bastartiger Ausbildung einzelner Zellen. Die Schlauchgefässe Hanstein's, die später in den Blättern und Zwiebelschalen so zahlreich auftreten, fehlen dem blattartigen Kotyledon.

Bald nach der Abwärtskrümmung des Wurzelendes gegen den Boden und wenn die Wurzel ihr Längenwachsthum beginnt, tritt auch eine lebhafte Zellvermehrung an der Knospe und unterhalb derselben am Stammtheile auf. Die basiläre Höhlung des Kotyledons erweitert und verlängert sich, indem das Wachsthum des ersten Blattes gleichen Schritt damit hält, und bald zeigt sich eine zweite und dritte Blattanlage (Fig. III). Von dem primären Gefäßbündel aus zweigen sich unterhalb der Knospe die Bündel für die neuen Blätter ab und an diese lehnt sich dann die Neubildung der



ersten Nebenwurzeln an. Diese bleiben längere Zeit in dem Parenchym des Stammtheils eingehüllt. Wie es scheint, übt die hervorwachsende Wurzel einen Reiz auf die sie umgehenden Parenchymzellenschichten; denn diese erfahren ein mit der Bildung der Wurzel gleichen Schritt haltendes Wachstum und stülpen sich in der Art hervor, dass um die Nebenwurzel herum ein Beutel entsteht, der sie dicht umschliesst (*bt* bei *w*<sup>2</sup> in Fig. 45). Später erfolgt eine rasche Verlängerung der Zellen der neuen Wurzel und ihre Spitze durchbohrt nun die sie umhüllende Parenchymscheide.

Das Gewebe unterhalb der Knospe, in welchem die Abzweigungen der neuen Gefässbündel für die neuen Blätter entstehen, behält immerfort ein jugendliches Aussehen.

Die Ausdehnung der Zellen des ersten Blattes erfolgt erst um die Zeit, wo das Saugorgan den Samen verlässt; die Blattspitze durchbohrt den Kotyledon seitlich, während ziemlich gleichzeitig damit die erste und zweite Nebenwurzel aus ihrer Parenchymscheide hervortritt. Fig. 6 zeigt eine junge Pflanze, die nicht mehr als Keim betrachtet werden darf, sondern schon angefangen hat, sich selbständig zu ernähren und im eigentlichen Sinn zu vegetiren.

#### Veränderung der Zellinhalte bei der Keimung.

Vor dem Beginn der Keimung sind die Zellen des Embryos klein, dünnwandig, mit Fett und protoplasmatischer Substanz dicht erfüllt. Nach beendigter Keimung sind die Zellen um das Vielfache vergrößert, ihre Wände dicker, ihr Inhalt vorwiegend ein wässriger Saft; statt der früheren eiweissartigen Füllungsmasse finden sich dann verschiedene andere Gebilde von protoplasmatischer Natur, während das Fett bei dem Wachstum der Zellen verschwunden ist. Das während der Keimung sich bildende Protoplasma, die Vergrößerung und Neubildung der zahlreichen Zellkerne, die Bildung der Chlorophyllkörner betrachte ich als das Resultat der Umwandlungen, welche die eiweissartige Substanz in den Zellen des Samens bei der Keimung erfährt. Die Vergrößerung der Zellwände dagegen, welche mit dem Verschwinden des Fettes gleichen Schritt hält, betrachte ich als das Resultat der Metamorphosen, welche die Fettsubstanz erfährt. Die stickstoffhaltige Substanz des Samens liefert das Bildungsmaterial für alle protoplasmatischen Gebilde (Zellkern, Protoplasma, Chlorophyllkörner, Schleimbläschen u. s. w.), das Fett dagegen liefert das Material, aus welchem unter Mitwirkung des Protoplasmas die Zellhäute sich vergrößern. Die eben angedeutete Auffassungsweise ist die einzige, welche den stofflichen und formellen Veränderungen bei der Keimung einen inneren Zusammenhang verleiht und die sonst unerklärlichen Thatsachen in ihrer kausalen Verkettung erscheinen lässt.

Die erste Entwicklung des Keims erfolgt ganz auf Kosten der in seinen eigenen Zellen enthaltenen Reservestoffe. Erst später tritt eine Erweichung des Endosperms ein und beginnt die Zerstörung seiner Körner, indem die Füllung seiner Zellen zugleich abnimmt. Die im Endosperm enthaltenen Stoffe können also erst den späteren Entwicklungsstadien des Keims zu Gute kommen.

Wenn bei beginnender Keimung das embryonale Gewebe der Wurzel und des Kotyledons in Streckung übergeht, so tritt wässriger Saft in den sich vergrößernden Zellen auf, die frühere Form der Körner verschwindet, an ihrer Stelle enthält der wässrige Saft zahlreiche runde Fettropfen von sehr verschiedener Grösse, und die fettreiche Substanz, in welcher vorher die Aleuronkörner eingebettet lagen, zieht sich nun erweicht und in protoplasmatischen Schleim verwandelt um den Zellkern zusammen, bildet einen Ueberzug an der Zellwand und zwischen beiden entstehen zahlreiche Stromfäden, deren Bewegung aber so langsam ist, dass ich sie nicht beobachten konnte. So ist es im Pa-

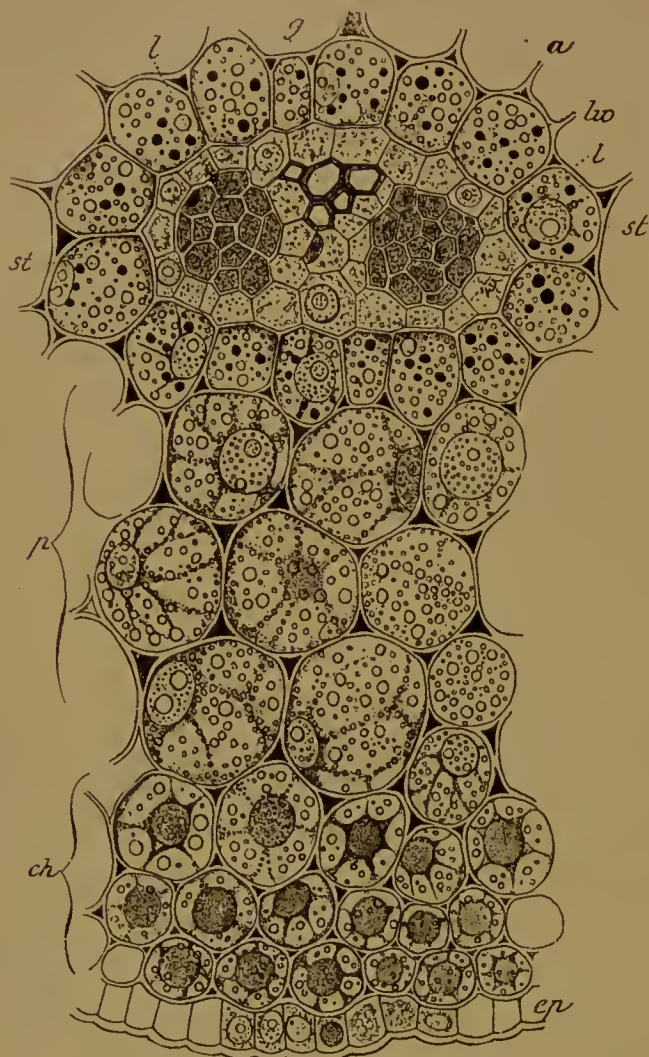


Fig. 46.

Querschnitt des Kotyledonarblattes bei *a* in Fig. 45 jedoch jünger. — *ep* Epidermis, *ch* die später ehlorophyllreiche Schicht, *p* das farblose Parenchym; — *st* stärkeführende Gefässbündelseide — *ll* die beiden Leitzellenbündel, zwischen ihnen *g* die ersten Gefässe. — Die kleinen Ringe bedeuten überall Fettropfen, die schwarzen Punkte bedeuten Stärke.

renchym der Wurzel und des Kotyledons. In der Epidermis bleiben die Zellen anfangs (bis zum Stadium III.) mit Protoplasma ganz erfüllt; in den Leitzellen des Gefässbündels treten jene Veränderungen ebenfalls nicht so lebhaft hervor, da sie vom Anfange bis zum Ende der Keimung mit eiweissartigem Schleim ganz erfüllt sind.

Bei fortschreitender Keimung tritt dann der Unterschied zwischen dem Parenchym der Wurzel und dem des Kotyledons hervor; ohne Reagentien erscheint der Saft des fertig gestreckten Wurzelparenchyms farblos mit zahlreichen feinen Körnchen erfüllt, während die früheren glänzenden Fettkügelchen sämmtlich verschwinden. Bei längerem Liegen der Schnitte im Wasser machen sich in dem schleimigen Zellsaft sehr zahlreiche Vacuolen bemerklich, deren jede scheinbar von einer Haut umgeben und mit feinen Körnchen besetzt ist. Ob diese Blasen schon vorher da sind, oder erst durch Aufnahme von Wasser entstehen, ist mir zweifelhaft; mit Jodlösung färbt sich die Umgrenzung jeder Blase oder Vacuole sammt den Körnchen braun. Die Fadenströme des Protoplasmas verschwinden nach und nach und als letzte Ueberreste der protoplasmatischen Masse bleibt in dem fertig gestreckten Wurzelparenchym nur eine grosse Menge feiner Körnchen und der Zellkern, der dicht an einer der Längswände liegt. Gleichförmiger und mehr einer Lösung oder einem homogenen Schleime ähnlich bleibt der stickstoffhaltige Inhalt der Leitzellen, deren Querwände sich beiderseits mit einer kompakten Schleimschicht überziehen, so dass man die ursprüngliche Querwand nicht mehr sieht und in dem Lumen der Zellen ein Schleimpfropf zu sitzen scheint.

Weit länger andauernd und weiter gehend sind diese sichtbaren Veränderungen im Parenchym des Kotyledons. Fig. 46 zeigt den Querschnitt desselben um die Zeit, wo sein Knie die Erde durchbrochen hat und, bis jetzt gelb, zu ergrünen beginnt. In allen Parenchymzellen sind zahlreiche Fettkörner von verschiedenster Grösse im wässrigen Saft liegend zu sehen; durch ihren Glanz, ihre Form, den Umstand, dass sie auf Zusatz von Schwefelsäure nicht zerstört werden, sondern in grössere Tropfen zusammenfliessen; ferner dadurch, dass sie mit Jod keine Färbung annehmen, charakterisiren sie sich hinreichend als Fettkörnchen. Ihre Zahl und Grösse nimmt in dem Maasse ab, als das Gewebe und der ganze Keim sich weiter ausbildet. Schleimiges Protoplasma ist in sämmtlichen Zellen in grosser Menge vorhanden. Seine Menge nimmt aber in dem Grade ab, als die Chlorophyllkörner zur Ausbildung gelangen. Es geschieht dies zuerst in den äusseren drei bis vier Schichten und zuletzt auch in den grosszelligen inneren Schichten.

Die Grundmasse der Chlorophyllkörner stimmt in ihren Reaktionen mit dem farblosen Protoplasma überein. In einer späteren Arbeit beabsichtige ich darüber zahlreichere Untersuchungen mitzutheilen; hier mag es genügen anzugeben, dass die durch Alkohol entfärbten Chlorophyllkörner der Blätter von *Allium Cepa* mit Kupfervitriol und Kali schön violett werden, dass sie sich in Karniolösung intensiv roth färben, dass sie mit Salpetersäure erwärmt und dann mit Kali behandelt orangegelb erscheinen; dass



sie endlich in kaltem verdünntem Kali löslich sind; die Grundmasse (Substanz ohne den grünen Farbstoff) der Chlorophyllkörner ist demnach eine eiweissartige Substanz.

Wenn nun so ein Theil der ursprünglichen stickstoffhaltigen Substanz des Keimes in dem Wurzelparenchym sich zuletzt in feine Körnchen aufgelöst, im Parenchym des Kotyledons aber zahlreiche Chlorophyllkörner ernährt, so wird ein anderer Theil derartiger Substanz zum Wachsthum der Zellkerne verwendet, die, wie der Augenschein zeigt, sich auf das Vielfache ihres ursprünglichen Volumens vergrössern, und da alle Reaktionen die Substanz der Zellkerne als im Wesentlichen mit der des Protoplasmas übereinstimmend erscheinen lassen<sup>1)</sup>. Ein anderer Theil der eiweissartigen Substanz, die in den embryonalen Zellen vorhanden war und die später aus dem Endosperm aufgesogen wird, findet sich als formloser Schleim in den Leitzellen des Gefässbündels, und da diese Zellen keine weiteren Bildungsprozesse durchmachen, an der Basis des Kotyledons aber die neuen Blätter und Wurzeln zu ihrer Bildung eine beträchtliche Masse protoplasmabildender Substanz bedürfen, so drängt sich die Annahme auf, dass die Leitzellen den in ihnen enthaltenen eiweissartigen Schleim abwärts zu der Knospe und den jungen Wurzelanlagen hinleiten, um daselbst das Protoplasma und die Zellkerne des neuen Gewebes zu bilden.

Suchen wir nun schliesslich die Oekonomie der Keimpflanze bezüglich der Verwendung der eiweissartigen Substanz, die sie als Reservenahrung vorfindet, in ihren allgemeinsten Zügen zu kennzeichnen, so können wir annehmen, dass die eiweissartige Substanz der Aleuronkörnern im Endosperm, in dem embryonalen Parenchym und in den übrigen embryonalen Geweben das Material für die protoplasmatischen Gebilde liefert, welche während der Keimung entstehen oder eine weitere Ausbildung erfahren, nämlich für die Bildung des Protoplasmas, für das Wachsthum und die Neubildung der Zellkerne, für die Entstehung der Chlorophyllkörner und endlich für den eiweissartigen Schleim in den Leitzellen; und ferner ist anzunehmen, dass die Entstehung der protoplasmatischen Gebilde in der Oberhaut, dem Parenchym und dem Gefässbündel auf Kosten der in denselben Zellen bereits im Embryo enthaltenen Substanz erfolgt, während der später eintretende Bedarf an protoplasmatischer Substanz zur Bildung der neuen Blatt- und Wurzelanlagen wahrscheinlich vorzugsweise aus dem Endosperm aufgenommen und durch die Leitzellen den Neubildungsherden zugeführt wird. Die oben ausgesprochene Ansicht, wenn auch nicht streng erwiesen, entspricht doch besser als jede andere dem ganzen Verlauf der Erscheinungen, und zeichnet sich zugleich durch ihre Einfachheit aus.

---

<sup>1)</sup> Mit Ausnahme des erst 12 Jahre später entdeckten Nucleins. Zusatz 1892.

Die stickstofflose Reservennahrung des Samens, das Fett, verändert während der Keimung nicht nur ihre äussere Form, sondern ihre Substanz liefert auch das Material zur Bildung anderer Stoffe.

In ganz offenkundiger Beziehung zu dem Wachsthum der verschiedenen Keimtheile steht das Auftreten einer zuckerartigen, Kupferoxydul reduzierenden Substanz<sup>1)</sup> in dem Parenchym der betreffenden Theile. Wie ich es früher mehrfach von anderen Keimen angegeben, tritt auch hier die zuckerartige Substanz immer im Parenchym desjenigen Theils auf, der eben im Begriff ist, sich zu strecken, sie verschwindet, wenn die Zellen an dieser Stelle ihre definitive Grösse erreicht haben. Untersucht man Keime von der in Fig. 45, 2b dargestellten Entwicklung, so zeigt das ganze noch sehr fettreiche Parenchym Reduktion von Kupferoxydul. In einem späteren Zustande, wie Fig. 45, III, ist dagegen die reduzierende Substanz aus dem oberen Wurzeltheil und dem mittleren Kotyledonartheil verschwunden, während die sich streckenden Theile oberhalb der Wurzelspitze, an der Basis des Kotyledons und an seiner Austrittsstelle aus dem Samen noch Zucker enthalten; auch in den Nebenwurzeln tritt, sobald sie die Scheide durchbrechen und rascher in die Länge wachsen, Zucker auf. Fragen wir zunächst nach der Herkunft dieser zuckerartigen Substanz, die im ruhenden Samen nicht vorhanden war, so ist zunächst zu berücksichtigen, dass dieselbe unmöglich durch Stoffe, die von aussen aufgenommen sind, entstanden sein kann, dass sie vielmehr durch Umwandlung eines anderen bereits im Samen vorhandenen Stoffes entstanden sein muss. Nun findet sich aber im Samen von stickstofflosen Substanzen nur Fett in grösserer Menge und gerade dieses nimmt auffallend rasch ab, während der Zucker entsteht. Wenn anderseits bei stärkehaltigen Samen, wie bei *Phaseolus* und den Gräsern während der Keimung Zucker auftritt, so geschieht dies genau in derselben Reihenfolge auch in derselben Beziehung zur Entwicklung, wie hier bei *Allium*. Und wenn man bei den eben genannten Pflanzen kein Bedenken trägt, die Entstehung des Zuckers durch Umwandlung des Amylums zu erklären, da dieses in demselben Grade sich vermindert, als jener entsteht, so legt sich der Gedanke nahe, dass hier bei *Allium* der Zucker in den sich streckenden Theilen auf Kosten des Fettes sich bildet. Wenn eine solche Metamorphose bis jetzt auf künstliche Weise noch nicht bewerkstelligt worden ist, so ist doch auch meines Wissens kein theoretischer Einwand gegen die Annahme derselben zu machen; zudem ist die genetische Beziehung zwischen Fetten und Kohlehydraten in der umgekehrten Richtung bereits dargethan, also wohl auch in dem hier verlangten Sinne möglich.

1) Längsschnitte etwa 2—3 Minuten in konz. Kupfervitriollösung gelegt, abgewaschen und in einem grossen Tropfen Kalilösung auf dem Objektträger ein wenig erwärmt, lassen an den im Text genannten Stellen die Reduktion des rothen Oxyduls sehr rasch auftreten.

Was ferner die Bedeutung des vorübergehend entstehenden Zuckers für die Oekonomie der Keimpflanze anbetrifft, so ist als massgebend der Umstand hervorzuheben, dass diese Substanz sich in den Zellen der Keimtheile nur so lange findet, als sie noch mit der Ausbildung ihrer Zellhäute beschäftigt sind, während sie nachher nicht mehr nachzuweisen ist. Und da der Zucker offenbar unter den im Keime nachweisbaren Stoffen derjenige ist, der dem Zellstoff am nächsten steht, so ergibt sich als die nächstliegende Annahme, dass der Zucker das Material für die Bildung des Zellstoffs liefert. Wenn auch weder für die Entstehungsart, noch für die Verwendung des Zuckers sich ein strenger Beweis beibringen lässt, so weisen doch die physiologischen Verhältnisse auf die Annahme hin, dass das Fett in den sich streekenden Theilen das Material zur Zuckerbildung liefert, und dass der so entstandene Zucker seinerseits unter Mithilfe des Protoplasmas in Zellstoff umgewandelt und zum Wachsthum der Häute verwendet wird. Diese Annahme erklärt, warum das Fett sich erst unter Entstehung von Zucker vermindert und dann sowohl jenes als dieser verschwindet, wenn die betreffenden Zellhäute ausgebildet sind.

Während bei vielen anderen Keimen, deren stickstofflose Reservennahrung aus Fett besteht (*Citrus*, *Cucurbita*, *Amygdalus*, *Prunus*, *Fagus*, *Cannabis*, *Ricinus*, *Pinus*), bei der Keimung im Parenchym grosse Mengen von Stärke auftreten, um dann mit der Ausbildung der betreffenden Theile wieder zu verschwinden, so ist dagegen die Stärkebildung bei der Keimung des Samens von *Allium Cepa* sehr beschränkt. Aber es tritt doch auch hier Stärke auf, die vor der Keimung nicht da war und auch hier in dreierlei Geweben, wo ich sie bisher jederzeit bei Keimpflanzen gefunden habe, nämlich 1. in der Wurzelhaube, 2. in dem Gewebe unterhalb der Knospe, 3. in der Parenchymschicht, welche das Gefässbündel unmittelbar umgiebt (Stärkering oder Stärkeschicht). Der Unterschied zwischen *Allium* und den oben genannten Keimen liegt nur darin, dass bei diesen auch in den übrigen Parenchymschichten Stärke transitorisch in grosser Masse auftritt.

Die Vertheilung der Stärke bei *Allium Cepa* ist in Fig. 45, *III* durch die schwarzen Punkte angedeutet. Im Stärkering ist dieß Amylum mit Jodlösung nachzuweisen, die Körner sind ziemlich gross; dagegen muss man die Wurzelspitze und den Basaltheil der Keimpflanze erst mit Kali extrahiren, dann mit Essigsäure neutralisiren, um mit Jod das feinkörnige Amylum sichtbar zu machen. In Fig. 46 *a* ist die Schicht *st* der Stärkering, in dessen Zellen neben Fettkügelchen schwarz ausgefüllte Stärkekörner gezeichnet sind<sup>1)</sup>.

---

1) Auch in den späteren Entwicklungsstadien von *Allium Cepa*, sowohl im ersten als im zweiten Jahre der Entwicklung, tritt die Stärke in sehr geringer Menge nur in jenen drei Gewebeformen auf; sie spielt bei dieser Pflanze zu allen Zeiten



Um der Bedeutung der Reservestoffe während der Keimung nach allen Seiten möglichst Rechnung zu tragen, ist es nöthig, nochmals auf das Fett zurückzukommen. Während nämlich in dem oberen und mittleren Wurzeltheil nach vollendeter Streckung der Zellen kein Fett mehr zu finden ist, zeigt dagegen das Parenchym des Kotyledons auch in der mittleren fertig gestreckten Region noch immer kleinere Mengen von Fettkügelchen, die bei Behandlung mit Schwefelsäure sehr deutlich hervortreten. In Fig. 45, *III* ist durch die kleinen Ringe dieses Verhalten schematisch angedeutet. Erst dann, wenn das Saugorgan aus dem Endosperm hervorgezogen ist, wenn also keine Aufsaugung von Fett mehr aus dem Endosperm stattfindet, verschwindet es nun auch aus den fertig gestreckten Theilen des Kotyledons. Andererseits reiht sich hier die Thatsache an, dass der Basaltheil des Kotyledons bis zum Ende der Keimung fortfährt sich kräftig zu strecken, wozu offenbar Zufuhr von Reservennahrung nöthig ist; auch findet sich hier und in der Umgebung der Knospe bis nach dem Aussehlüpfen des Saugorgans reichlich Oel in ziemlich grossen Tropfen. Diese Verhältnisse können, wie ich glaube, nicht einfacher und natürlicher gedeutet werden, als durch die Hypothese, dass das Fett des Endosperms von dem schneckenförmigen Saugorgan des Kotyledons als solches aufgenommen und dann durch das Parenchym desselben erst aufwärts, dann abwärts zur wachsenden Basis des Kotyledons hingeleitet wird, um hier seine weitere Verwendung zu finden. Nach dieser Ansicht würden also die in den Schenkeln des Kotyledons in den späteren Entwicklungszuständen (*III*. 4, 5) sichtbaren Fettkügelchen als auf Wanderung begriffen erscheinen. Wie nun eine Fortbewegung feiner Fettkügelchen durch zahlreiche Zellhäute hindurch zu denken ist, ob so etwas möglich ist, muss ich einstweilen als offene Frage dahingestellt sein lassen. Die angeregte Frage ist nicht bloss speziell für die Keimung von *Allium Cepa* von Interesse, sie ist vielmehr für den Keimungsprozess aller ölhaltigen Samen von gleicher Bedeutung und gewiss auch für die in Vegetation begriffenen Pflanzen von Gewicht. Die Frage, auf die es hier ankommt, ist einfach die, ob fette Oele im Stande sind, eine Zellhaut zu durchdringen und in der nächsten Zelle wieder als Fetttropfen zu erscheinen. Ich hatte schon bei der Keimungsgeschichte der Dattel Gelegenheit, auf das wahrscheinliche Stattfinden eines solchen Prozesses hinzuweisen und *Allium Cepa* bietet an seinem Saugorgan ein neues Beispiel in dieser Beziehung. Wenn wir uns den Prozess der Aufsaugung der Endospermstoffe durch das Saugorgan auch nicht erklären können, so ist er doch thatsächlich über jeden Zweifel erhaben. Es lässt sich nicht der leiseste Einwurf dagegen geltend machen, dass die eiweissartige Sub-

eine ganz untergeordnete Rolle, selbst die Chlorophyllkörner enthalten niemals Stärke; dafür findet sich aber in den Blättern, Zwiebelschalen, Blüthenschäften, Blüthen Zucker in grosser Menge.

stanz und Fett aus den Endospermzellen in das Gewebe des Saugorgans eintreten; das Organ ist offenbar speciell zu diesem Zwecke vorhanden, die ganze Keimungsgeschichte zeigt, dass alle Einrichtungen des Keims so getroffen sind, um bei fortschreitendem Wachsthum die Spitze des Kotyledons als aufsaugendes Organ im Endosperm zu lassen, um aus diesem die Reservestoffe für den Keim in Empfang zu nehmen; das schneckenförmige Saugorgan hat offenbar keine andere Aufgabe, denn eine weitere Entwicklung findet in ihm nicht statt. Wenn es den Samen verlässt, so vertrocknet es, weil seine Aufgabe erfüllt ist; so lang es dagegen im Endosperm verharret, ist es saftig und seine sämtlichen Zellen, zumal auch die äusserste Schicht, sind mit grossen Oelmassen und stickstoffhaltiger Substanz ganz erfüllt, während dieselben Stoffe im Endosperm immer mehr abnehmen. Man geht daher wohl nicht zu weit, wenn man das Oel im Saugorgan als aus dem umgebenden Endosperm unmittelbar eingetreten betrachtet; und wenn hier das Oel erst verschiedene Endospermzellwände und dann die des Saugorgans durchwandert, so wird auch die Annahme wahrscheinlich, dass es von hier aus durch die Parenchymwände im Kotyledon endlich bis zur Basis desselben gelangt.

Ueber die Art, wie der schön geformte Inhalt der Endospermzellen sich nach und nach auflöst, konnte ich in diesem Falle nicht ins Klare kommen. Wenn das Endosperm einmal erweicht ist, dann sind die früheren Aleuronkörner in den meisten Zellen zerstört, in einigen anfangs aber noch unverändert vorhanden. Endlich bleibt in allen Zellen nur noch eine geringe Menge des Inhalts übrig, der deutlich aus einer formlosen, grumösen stickstoffhaltigen Substanz und verschieden grossen Fetttropfen besteht. Dabei wird das Gewebe so schlaff, dass es unmöglich ist feine Schnitte zu fertigen. Ob die Substanz der Zellwände vielleicht selbst (wenigstens zum Theil) für den Keim resorbirt wird, auch darüber konnte ich zu einer bestimmten Ansicht nicht kommen; doch ist gewiss, dass die Zellhäute des ausgesogenen Endosperms mit Jod und Schwefelsäure sich noch schön blau färben. Was die Untersuchung des Endosperms während seiner Aussaugung so sehr erschwert, ist der Mangel an Turgescenz und Saftfülle; das mit Wasser imbibirte Gewebe lässt sich unter Oel nicht zu klarer Anschauung bringen, unter Wasser aber werden die Zellinhalte in ihrer Form zerstört und man weiss dann nicht, ob diese Zerstörung dem natürlichen Verlauf angehört oder ein Artefakt ist. Unter solchen Umständen schien es mir gerathener, vom Studium der feineren Formveränderungen im Endosperminhalt Abstand zu nehmen.

Auch bei *Allium Cepa* wird wie bei den Gräsern das Endosperm nicht vollständig ausgesogen, es bleibt bei dem Ausschlüpfen des Saugorgans immer noch ein Rest von stickstoffhaltiger und fettiger Substanz unbenutzt übrig; ebenso ist bei *Phaseolus* die Ausnutzung der Kotyledonen gewöhnlich keine

ganz vollständige, indem auch bei ihm die letzten Reste der Stärke nicht mehr aufgesogen werden <sup>1)</sup>).

Schliesslich mag noch die Bemerkung Raum finden, dass, während der Samenkeim von *Allium Cepa* seine stickstofflose Reservenahrung in Gestalt von Fett vorfindet, die Zwiebelknospe dagegen ihre Reservenahrung in Form von zuckerartigen Substanzen in den Zwiebelsehalen vorfindet und während des Beginns der zweiten Vegetationsperiode aufsaugt und verbraucht; es ist dies ein weiteres Beispiel für die physiologische Gleichwerthigkeit der stickstofflosen Reservestoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern (vergl. meine Abhandlung: „Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern“, in Jahrbücher f. wiss. Bot. III., p. 192).

Bonn, den 17. Dezember 1862.

---

<sup>1)</sup> Auch in den Kartoffelknollen findet man nach vollendeter Keimung noch namhafte Reste von Reservestoffen. Vielleicht ist diese Verschwendung nur bei Kulturpflanzen üblich. Zusatz 1892.



## XXIX.

### Ueber saure, alkalische und neutrale Reaktion der Säfte lebender Pflanzenzellen <sup>1)</sup>.

1862.

(Aus: Botan. Zeitung von Mohl und Schlechtendahl. August 1862.)

In der Sitzung der Akademie der Wissenschaften am 3. Juli 1848. (Comptes rendus T. XXVII. 1848 p. 1.) wurde die Frage über die alkalische Reaktion gewisser Pflanzensäfte zwischen Payen und Gaudichaud Gegenstand einer Erörterung. Der letztere hatte in einer vorhergehenden Sitzung bei Gelegenheit die Frage hingestellt: Enthalten die gesunden Pflanzen nur Säfte von saurer Reaktion, wie er (Gaudichaud) es beständig in Europa und den tropischen Gegenden beobachtet habe? Darauf erwiderte Payen, diese Frage habe ihm seit langer Zeit wichtig geschienen, und er glaube hinzusetzen zu müssen, dass er sie schon längst auch gelöst habe. Ohne Zweifel, sagt er, zeigen in der Mehrzahl der Fälle die aus den verschiedenen Theilen einer Pflanze zusammengemischten Säfte eine mehr oder weniger stark saure Reaktion, aber durch eine derartige Beobachtung könne man die Frage nicht lösen, man müsse, um zu dem Ziele zu kommen, die Reaktionen der Flüssigkeiten, welche in den Geweben oder verschiedenen Organen oder selbst in gewissen specifischen Zellen enthalten sind, gesondert untersuchen. Der Versuch werde alsdann entscheidend, er beweise, dass in speciellen Organen (dans des organes spéciaux) die Pflanzen Säfte von sauren oder alkalischen Reaktionen einschliessen oder auch neutrale Säfte, d. h. solche ohne wahrnehmbare Reaktion. Sodann citirt Payen aus einem seiner Mémoires in dem Recueil des savants étrangers T. IX. p. 77 seine Beobachtungen über die Konkretionen von kohlensaurem Kalk in den unter

---

<sup>1)</sup> Diese Abhandlung gehört zwar nicht zu den Keimungsgeschichten, behandelt aber, gleich diesen, die Beziehungen des Wachsthum's der Organe zu den in ihren Geweben enthaltenen Stoffen und deren Veränderungen, soweit diese durch einfache Reaktionen kenntlich werden. Zusatz 1892.

der Epidermis vieler Urticeen liegenden grossen Zellen. „Die Flüssigkeit in diesen grossen Zellen, sagt er, ist neutral oder mit einer schwach alkalischen Reaktion begabt: man begreift, dass das nicht anders sein kann.“ Aus der von ihm citirten Abhandlung führt er folgende Stelle an: „Ohne Zweifel ist die Kraft der eben beschriebenen Organe gross, denn sie können kohlen-sauren Kalk ausscheiden und aufbewahren, obgleich sie von sauren Säften umgeben sind, welche bis zu dem Grade sauer sind, dass sie die Konkretion auflösen, wenn man durch einen Schnitt eine freie Kommunikation herstellt.“ Durch diese Beobachtungen zu weiteren Untersuchungen angeregt, fand Payen in dem *Mesembrianthemum crystallinum* ein neues Beispiel für die alkalische Reaktion: „Die Bläschen, sagt er, welche die Stengel und Blätter dieser Pflanze einhüllen, sind mit einer alkalischen Lösung erfüllt; diese, isolirt dargestellt, tärbt geröthetes Lakmuspapier blau; die ganze Peripherie der Pflanze findet sich also in einem Zustande entschiedener Alkalinität; die ganze innere Gewebemasse dagegen ist im sauren Zustande; man überzeugt sich leicht davon, wenn man einen frischen Schnitt des Stengels oder eines Blattes auf ein blaues Lackmuspapier legt, denn man erhält sogleich einen stark rothen Abdruck.“ Es genüge, fügt er hinzu, die Bläschen mit einer Nadel aufzustechen und die vorquellenden Tröpfchen auf rothes Lakmuspapier zu bringen, wo dann die befeuchtete Stelle blau werde. Wenn man einen Tropfen derselben Flüssigkeit auf eine Glasplatte unter das Mikroskop lege, so könne man bald eine Krystallisation voluminöser Prismen von oxalsaurem Kali beobachten, später erscheinen auch Krystalle von oxalsaurem Natron.

Dagegegen erklärte nun Gaudichaud, er habe Payen's und seiner Vorgänger Beobachtungen an „haarartigen, bläschenartigen und inkrustirten Theilen“ einiger „exceptionellen Pflanzen“ wohl gekannt, es sei ihm aber auch nur darauf angekommen, die ihm wichtig scheinende Thatsache zu konstatiren, dass die freien Säuren in „allen wesentlichen Flüssigkeiten des allgemeinen Lebens der Pflanzen, so wie in den meisten Sekretionen derselben überwiegen.“ Er fährt fort, er habe mit chemischen Papieren „alle Pflanzen“ der Umgegend von Paris, von den zartesten Wiesenkräutern bis zu den grossen Waldbäumen geprüft, und alle hätten in verschiedenem Grade die saure Reaktion ergeben; ähnliche Resultate hätten die Wasserpflanzen geliefert, er glaube aber, dass gewisse Milchsäfte neutral sind, obgleich sie von sauren Pflanzen ausgeschieden würden. In einer spätern Antwort (10. Juli Comptes rendus 1848. T. XXVII. p. 33) suchte Gaudichaud gegen Payen zu zeigen, dass bereits Thénard, Gay-Lussac, Chevreul u. A. alle untersuchten Pflanzensäfte sauer gefunden hätten. Er habe, wie er nochmals wiederholt, alle Säfte, auch die des Cambiums sauer gefunden, er besteht darauf, dass die von Payen genannten Fälle der Alkalinität irrelevant seien, weil sie bei, nach seiner Ansicht, unwesentlichen Organen auftreten; er giebt ferner an, dass nach Al. De Candolle's Beobachtungen

die Stachelhaare von *Urtica* mit alkalischem Saft erfüllt seien und er selbst habe in Brasilien die Haare von *Loasa* alkalisch gefunden. Die alkalische Eigenschaft der Bläschen auf *Mesembrianthemum* sei ihm schon im J. 1807 von seinem Freunde Lefèvre de Villebrune gezeigt worden. Endlich hebt er nochmals mit Nachdruck hervor, dass alle für die Ernährung wesentlichen Säfte in Stengeln, Wurzeln, Blättern, Blüten, Früchten sauer seien.

Es scheint nicht, dass Payen jemals die Angaben Gaudichaud's widerlegt habe, und neuere Untersuchungen in dieser Richtung sind mir nicht bekannt.

Dem gegenüber kann es nun einigermaßen überraschen, dass ich nach sorgfältiger Untersuchung die Angaben von Gaudichaud durchaus unrichtig gefunden habe, indem ich unter etwa 36 Pflanzengattungen nicht weniger als 13 Gattungen aus den verschiedensten Familien gefunden habe, bei denen deutlich alkalische Säfte neben entschieden sauren Säften vorhanden sind; ein Umstand, den ich hierbei als besonders wichtig betrachte, ist der, dass der Saft der dünnwandigen Zellen zwischen Bast und Holz des Cambiform-Gewebes, Gittergewebes, Siebporenzellen, Leitzellen) überall da, wo derselbe in hinreichender Menge an Querschnitten hervordringt, deutlich alkalisch reagirt. Diese Reaktion habe ich immer nur dann vermisst, wenn zwischen Bast und Holz kein Saft hervorquillt, so dass also die Vermuthung Raum gewinnt, es würde auch hier der Saft der genannten Zellen, wenn er sich der Untersuchung darböte, alkalisch reagiren, während Rinde, Holz und, wie es scheint, der Bast und das Kollenchym der ausgebildeten Organe sauer reagiren.

Bevor ich zu meinen Beobachtungen übergehe, will ich der historischen Vollständigkeit wegen noch darauf hinweisen, dass ich in meiner Abhandlung „Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute beim Aufthauen saftiger Pflanzentheile“ (Berichte der Kön. Sächs. Ges. d. W. 1860 p. 24) schon gezeigt habe, dass der Saft, welcher aus den Gefässbündeln der Querschnitte von Stengeln, Blättern, Früchten bei *Cucurbita* hervordringt, stark alkalisch reagirt, bei welcher Gelegenheit ich auch das Wesentliche von Payen's Angaben schon erwähnt habe. Ich sagte, dass die aus gewissen Gefässbündelzellen bei der genannten Pflanze hervorquellenden hellen Tropfen rothes Lackmuspapier stark bläuen, dass sie nach einiger Zeit eine bedeutende Grösse erreichen, dass sie sich später mit einer elastischen Haut überziehen und endlich zu einer elastischen Masse gerinnen, welche bei dem Erhitzen auf Platinblech einen Geruch nach verbranntem Horn entwickelt, dass ferner die Asche dieser Substanz sich in Wasser ganz auflöst und dann Lackmuspapier dunkelblau färbt. Ich schloss meine damaligen Angaben mit der Bemerkung: „Die Thatsache, dass saure und alkalische Flüssig-



keiten nur durch die äusserst dünnen Wände<sup>1)</sup> der Zellen getrennt neben einander vorkommen können, wirft ein eigenthümliches Licht auf die Eigenschaften der Zellhäute. Diese Zellhäute sind offenbar diosmotisch, man weiss, mit welcher grosser Kraft saure und alkalische Flüssigkeiten gegeneinander diffundiren, und dennoch findet das hier nicht statt. Dies weist darauf hin, dass die lebendigen<sup>2)</sup> Zellhäute physikalische Eigenschaften besitzen, für welche wir bisher keine Analogie kennen. Zu demselben Schlusse führt das Vorkommen einzelner Gerbstoffzellen mitten in einem Parenchym, welches keinen Gerbstoff enthält, ebenso das Vorhandensein flüssiger Farbstoffe in einzelnen Zellen mitten in einem ungefärbten Gewebe.“

Ich habe schliesslich noch zu erwähnen, dass Nägeli bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Siebröhren von Cucurbita (Sitzungs-Ber. der K. Bayr. Akad. München 1861) das Ausquellen der hellen Tropfen aus den Siebröhrenbündeln angiebt, dass er die Substanz derselben als protoplasma-artig bezeichnet und mehrere andere interessante Angaben darüber macht; eine Prüfung des Saftes auf seine alkalische Natur ist nicht erwähnt.

### Methode der Untersuchung.

Nachdem ich 1860 im Winter meine Beobachtungen an Cucurbita gemacht hatte, versuchte ich im Sommer desselben Jahres an vielen anderen Pflanzen alkalische Reaktion zu erhalten, das Reagenspapier zeigte aber immer nur saure oder unbestimmt gefärbte Flecken, obgleich ich natürlich die Vorsicht gebraucht hatte, möglichst empfindliches neutrales Laekmuspapier anzuwenden. Andererseits war ich durch meine mikrochemischen Untersuchungen zu dem Schlusse gelangt, dass in den dünnwandigen Zellen der Gefässbündel (Leitzellen)<sup>3)</sup> fast immer eiweissartige Stoffe enthalten sind, woraus ich glaubte, die Annahme ableiten zu dürfen, dass der Saft dieser

<sup>1)</sup> Unter „Zellwand“ ist hier die Zellstofflamelle mit den ihr beiderseits anliegenden Protoplasmahäuten (damals Primordialschläuche genannt) zu verstehen. Zusatz 1892.

<sup>2)</sup> Die durch Erfrieren getödteten Zellhäute haben die Fähigkeit, ihren alkalischen Saft von dem umgebenden sauren Parenchymsaft abzuschliessen, verloren. Bei erfrorenen Stücken von Kürbis tritt eine Vermischung des sauren und alkalischen Saftes ein, woraus hervorgeht, dass nur die lebendigen Zellen im Stande sind, die Diffusion zu unterbrechen.

<sup>3)</sup> Ich brauche den Ausdruck „Leitzellen“ (Caspary) für das dünnwandige Gewebe zwischen dem jüngsten Holze und dem Bastkörper der Gefässbündel, da diese Zellen meiner Ansicht nach wesentlich zur Leitung der eiweissartigen Stoffe bestimmt sind. Ich ziehe den Ausdruck Leitzellen schon deshalb vor, weil er keine morphologische Charakteristik andeutet, wie es die Namen Cambiform, Gittergewebe, Siebröhrenbündel thun: die Gitterzellen und Siebröhren sind meiner Ansicht nach nur höher ausgebildete Elemente des Leitzellen-Gewebes und können daher fehlen oder vorhanden sein, wie es in der That der Fall ist.

Zellen wahrscheinlich alkalisch sein werde. Ich unternahm daher die Prüfung des Saftes, welcher aus den Leitzellen der Gefässbündel vieler Pflanzen hervordringt, noch einmal mit mehr Sorgfalt und fand meine Vermuthung gerechtfertigt, denn überall, wo dieser Saft in hinreichender Menge hervorquillt, ist derselbe alkalisch und zwar zuweilen sehr stark alkalisch.

Da zu erwarten stand, dass in vielen Fällen die alkalische Reaktion des Saftes der Leitzellen eine sehr schwache sein werde, so suchte ich mir zunächst möglichst empfindliches Reagenspapier zu machen. Ich verschaffte mir eine nach Vorschrift bereitete, vollständig neutrale Lackmustinktur und färbte mir mit derselben zahlreiche Oktavblätter des feinsten schwedischen Filtrirpapiers; bei dem Trocknen nahm es die bekannte neutrale, fast violette und fahle Färbung an. Das Papier war so empfindlich, dass es noch die alkalische Bläuung auf das Deutlichste erkennen liess, bei Befeuchtung mit Wasser, in welchem ich auf 300 cem einen einzigen Tropfen konzentrirter Kali-Lauge verdünnt hatte. Das Papier wurde, nachdem es völlig getrocknet war, mit einer runden Glasfläche gerieben und geglättet, was für feinere Objekte durchaus unerlässlich scheint. Glattes Briefpapier war für meinen Zweck, wie der Versuch zeigte, nicht zu brauchen. Bei den folgenden Angaben bedeutet daher der Ausdruck Reagenspapier immer nur geglättetes, mit neutraler Lackmustinktur gefärbtes, feinstes schwedisches Filtrirpapier und zwar in vollkommen lufttrockenem Zustande, welcher zur Erzeugung deutlicher Abdrücke nothwendig ist, denn der Versuch, durch vorgängige schwache Anfeuchtung das Papier noch empfindlicher für sehr kleine Quantitäten von alkalischem Saft zu machen, zeigte keine Erhöhung der Empfindlichkeit, wohl aber verloren die Abdrücke an Schärfe der Zeichnung; denn mein Verfahren bestand darin, von den Querschnitten der untersuchten Pflanzentheile Abdrücke auf das Reagenspapier zu machen, welche nicht nur die saure und alkalische Reaktion erkennen lassen, sondern auch zugleich ein möglichst scharfes Bild von der Vertheilung der verschiedenen reagirenden Säfte gewähren. Zu diesem Zwecke wurden die betreffenden Pflanzentheile quer durchgeschnitten und dann die Schnittfläche auf das Reagenspapier aufgedrückt; das letztere lag dabei auf einer weichen Unterlage von Filtrirpapier, was zur Deutlichkeit des Abdrucks wesentlich beiträgt. Der Abdruck eines ganzen frischen Querschnitts ist gewöhnlich homogen roth (sauer), zuweilen alkalisch, manehmal neutral. Das ist aber eine Täuschung, hervorgebracht dadurch, dass die in der That vorhandenen alkalischen und sauren Säfte verschiedener Zellen sich vermischen, weil sie in zu grosser Menge aus dem Schnitte hervordringen. Um klare Bilder zu erhalten, ist es nöthig, die Schnittfläche zuerst völlig abzutrocknen, was man am einfachsten dadurch erreicht, dass man sie 10 bis 20 mal, zuweilen sogar bis 40 mal auf das Filtrirpapier aufdrückt. Betrachtet man dann die Schnittfläche mit einer Lupe, so sieht man sehr deutlich, wie in sehr vielen Fällen ein wasserklarer

Saft in Gestalt von immer grösser werdenden Tropfen aus den Leitzellen hervorquillt. Drückt man jetzt den Schnitt noch einmal auf Reagenspapier, so erhält man eine neutrale oder schwach saure Fläche, auf welcher deutlich blaue Punkte hervortreten, über deren alkalische Natur nicht der geringste Zweifel möglich ist. In manchen Fällen könnte man in einen Irrthum verfallen, wenn in einem sauren Abdruck einzelne Punkte neutral bleiben, deren Farbe dann vermöge des Kontrastes bläulich erscheint. Man braucht dann die entstandene Figur nur zu zersehneiden, so dass die fraglichen Stellen halbiert werden und sie nun auf ein Stück neutrales Reagenspapier zu legen, um so wenigstens von einer Seite her den Kontrast zu beseitigen und über die Färbung ins Klare zu kommen. Andererseits könnte man bei unzureichender Uebung einen neutralen feuchten Punkt auf dem neutralen feuchten Papiere nach Umständen für sauer oder alkalisch halten, es genügt in diesem Falle, den Abdruck trocken werden zu lassen, die alkalischen Punkte treten alsdann unverkennbar hellblau hervor. Indessen ist die alkalische Eigenschaft des Leitzellensaftes, wo derselbe in grösserer Menge ausquillt, so entschieden, dass auch der Ungeübteste sich unmöglich irren kann.

Es ist noch zu erwähnen, dass ich für meine Untersuchungen immer nur ganz frische, in kräftiger Vegetation befindliche, durchaus gesunde Pflanzen verwendet habe, die ich selbst mit den Wurzeln aus dem Boden genommen oder abgeschnitten hatte. Die im folgenden beschriebenen Untersuchungen sind sämmtlich an einer grösseren Anzahl von Individuen derselben Art geprüft, so dass etwaige individuelle Eigenthümlichkeiten zu Irrthümern keinen Anlass geben konnten.

### Beschreibung der Beobachtungen.

*Cucurbita Pepo*. Die Leitzellen dieser Pflanze und die in ihnen enthaltenen Siebröhren haben durch die genannte Abhandlung von Nägeli eine so ausreichende Charakteristik erfahren, dass ich hier jede Beschreibung derselben vermeiden kann, nur sei hervorgehoben, dass der alkalische Saft ganz allein aus den Leitzellenbündeln hervorquillt, was man direkt beobachten kann und was man zugleich an gut gelungenen Abdrücken vorher abgetrockneter Querschnitte bestätigt findet, insofern die erhaltenen blauen Punkte ein genaues Spiegelbild der Gestalt und Vertheilung der Leitzellenbündel im Querschnitte geben.

Keimpflanzen, deren Wurzeln 8—10 cm lang, deren hypokotyles Glied 1—2 cm lang, also noch in Streckung begriffen ist, deren Kotyledonen noch nicht über die Erde gehoben und gelb sind, zeigten an der äussersten Spitze der Hauptwurzel schwach alkalische Reaktion, 1—2 mm höher ist das Gewebe fast neutral, weiter hinauf bis zur Basis der Wurzel ist das Parenchym entschieden sauer, während die Leitzellen alkalischen Saft enthalten.



Das hypokotyle Glied hat in seinem untern Theile, der schon weiter entwickelt ist, neben saurem Parenchym alkalischen Leitzellensaft; der obere minder entwickelte Theil giebt einen schwach sauren Abdruck ohne alkalische Punkte. Das Gewebe der Kotyledonen ist schwach sauer.

Keimpflanzen mit ausgebreiteten grünen Kotyledonen hatten in der Wurzel stark saures Parenchym mit alkalischem Leitzellensaft; im unteren und mittleren Theile des hypokotylen Gliedes ist das Parenchym stark sauer, der Leitzellensaft alkalisch; im obern, noch nicht gestreckten Theile dieses Gliedes findet sich schwach saure Reaktion ohne alkalische; das Parenchym der Kotyledonen ist sauer, die aus den Nerven derselben hervortretenden Tröpfchen deutlich alkalisch.

Kräftig vegetirende Pflanzen mit 1 Zoll langen Blütenknospen zeigten folgende Vertheilung der sauren und alkalischen Reaktion: das Parenchym der Wurzel sauer, der Leitzellensaft alkalisch. In dem nun ausgebildeten hypokotylen Gliede war das Parenchym überall stark sauer der Leitzellensaft überall stark alkalisch im 3. und 4. Internodium von unten gerechnet ebenso; das 5. noch in Streckung begriffene Internodium hatte saures Parenchym und schwach alkalische Leitzellen; die sehr jungen Internodien unter der Endknospe waren kaum merklich sauer und zeigten keinen alkalischen Saft; die Stiele und Nerven fertiger Blätter verhielten sich gerade wie fertige Internodien, Querschnitte fertiger Ranken zeigten saures Parenchym mit einem blauen Punkt in der Mitte. Die grossen Haare des Stammes und der Blattstiele, auf dem Reagenspapier abgebrochen, hinterliessen feine, deutlich saure Punkte, wobei hervorzuheben ist, dass das Protoplasma in diesen Haaren sehr lebhafte Strömung zeigt.

Blütenknospen (2 cm lang) hatten in ihrem 3 mm langen Stiele schwach sauren Saft, das Parenchym des Kelches war deutlich sauer, seine Gefässbündel alkalisch; die noch junge Staubfadensäule war sauer.

Reife Frucht. Das Parenchym ist überall sauer, die in grossen Massen hervorquellende Leitzellen-Flüssigkeit stark alkalisch.

Vier andere Gattungen aus derselben Familie, nämlich *Cucumis sativus*, *Bryonia dioica*, *Sicyos* sp., *Momordica Elaterium*, wurden im blühenden Zustande untersucht und zeigten in der Vertheilung des sauren, alkalischen und neutralen Saftes ganz dieselben Verhältnisse wie *Cucurbita*. Es ist wahrscheinlich, dass in dieser Familie das beschriebene Verhalten ein ganz allgemeines ist. Das Auftreten der sauren, alkalischen und neutralen Säfte bei den genannten Gattungen lässt sich in eine bestimmte Beziehung zur Entwicklung der Organe bringen, nämlich: die noch in Theilung begriffenen Zellen am Vegetationspunkte (der Wurzel) sind alkalisch, die etwas älteren Zellen sind neutral, sobald die Streckung und gleichzeitig eine weitere Ausbildung der Gefässbündel eintritt, wird das Parenchym sauer, die Leitzellen-Flüssigkeit alkalisch, und diese beiden Reaktionen treten um so entschiedener

hervor, je mehr sich das Organ seiner definitiven Ausbildung nähert. Dieses Gesetz bestätigt sich auch bei den folgenden Beispielen; eigenthümlich ist den Cucurbitaceen die grosse Menge von alkalischem Leitzellensaft, sein rasches und massenhaftes Austreten und vor allem das freiwillige Gerinnen dieses Saftes durch blossе Berührung der Luft. Bei dem letzteren Punkte ist hervorzuheben, dass die Leitzellen nicht nur der Cucurbitaceen, sondern überall in keine direkte Berührung mit Luft kommen, da in diesem Gewebe niemals Zwischenzellräume auftreten.

*Zea Mais*. Keimpflanzen mit zwei grünen Blättern zeigten in der äussersten Wurzelspitze alkalische Reaktion, 1 mm über der Spitze neutrale; in allen älteren Theilen bis zur Basis erhält man einen sauren Abdruck, in welchem ein schwach alkalischer Kreis liegt. Das erste Internodium dieser Keimpflanze reagirt ebenso, das Schildchen ist sehr schwach sauer, das Endosperm sehr stark sauer. Durchschneidet man das Blätterconvolut, so zeigt der Abdruck der Schnittfläche, dass die äusseren älteren Blattscheiben sauer, die inneren jungen alkalisch sind.

Kräftig vegetirende Pflanzen, deren männliche Rispe bereits anfangen sich zu zeigen, deren Stamm aber noch kurz und überall krautig war, zeigten an der äussersten Wurzelspitze alkalische, 1 mm höher neutrale Reaktion, von dort aus bis zur Basis der Wurzeln hinauf entschieden saures Parenchym mit schwach alkalischem Leitzellensaft, der sich als bräunlicher Ring auf dem rothen Bilde des Querschnitts kenntlich macht.

Drückt man eine frische Schnittfläche von einem der unteren krautigen Internodien sogleich auf Reagenspapier, so erhält man einen homogen rothen Fleck. Trocknet man aber die Schnittfläche durch mehrmaliges Auftupfen auf Filtrirpapier, lässt man dann den durchschnittenen Stamm einige Zeit liegen, so bemerkt man auf jedem Gefässbündel einen hellen Tropfen, dessen Ausquellen aus den dünnwandigen Elementen der Gefässbündel (Gitterzellen v. Mohl) man mit einer Lupe hinreichend deutlich beobachten kann. Ein Abdruck der so vorbereiteten Schnittfläche zeigt einen peripherischen Kreis rother saurer Punkte, innerhalb der trocknen neutralen Fläche aber deutlich blaue Punkte, welche den aus den Leitzellen hervorgequollenen Tropfen entsprechen. Der Querschnitt höherer jüngerer Internodien, welche noch sehr weich und kurz sind, giebt bei sofortigem Abdruck ein kaum geröthetes Bild, zum Beweise, dass hier der Parenchymsaft sehr schwach sauer oder fast neutral ist. Gut abgetrocknet und dann abgedrückt, erhält man auf trockenem neutralem Grunde die stark blauen Punkte als Abdrücke der Leitzellen-Querschnitte.

Drückt man einen Querschnitt durch das Blätterconvolut, welches einen kompakten Strunk bildet, auf Reagenspapier, so besteht das Bild aus einem breiten rothen Saum, der eine blaue Scheibe umschliesst. Jener rührt von dem überwiegenden sauren Saft der äusseren Blattscheiben her, wäh-

rend die blaue Fläche die überwiegend alkalische Eigenschaft der inneren jüngsten Blattscheiben bezeugt. Trocknet man den Schnitt durch öfteres Auftupfen, wartet man, bis hinreichend Saft aus den Leitzellen gequollen ist, und macht man nun einen neuen Abdruck, so erhält man eine aus konzentrischen Ringen gebildete Figur, die äusseren Ringe sind aus rothen Punkten gebildet und zeigen somit, dass der Leitzellensaft der älteren Blattscheiben sauer ist; die inneren Ringe bestehen aus blauen Punkten und liefern den Beweis, dass der Leitzellensaft der jüngeren Blattscheiben alkalisch ist.

Noch auffällender tritt dieser Wechsel der alkalischen Reaktion mit der sauren, bei den Leitzellen im Stamme blühender Maispflanzen hervor, deren Narben bereits heraushängen, und wo die unteren Internodien bereits verholzt sind. Das Parenchym<sup>1)</sup> aller Theile in derartigen Maispflanzen ist sauer. Der Leitzellensaft in den oberen, noch weichen Internodien ist noch alkalisch, in den unteren verholzten Stammtheilen dagegen sauer. Diese Beobachtungen zeigen, dass der anfangs alkalische Saft der Leitzellen später sauer wird. Querschnitte des blühenden Kolbens zeigen stark saures Parenchym und alkalische Leitzellen; das Gewebe des Fruchtknotens scheint neutral.

*Holcus saccharatus*, in Exemplaren vor der Blüthe untersucht, zeigte im Stamme und den Blattscheiben dieselben Verhältnisse wie *Zea Mais*, aber nicht in der Deutlichkeit wie bei diesem.

*Allium Cepa* lässt ähnliche Verhältnisse erkennen wie der Mais. Ich untersuchte viele Exemplare, deren Zwiebeln 2—3 cm Durchmesser erreicht hatten. Bei dem Abschneiden des die Wurzeln tragenden Basaltheiles der Zwiebel tritt reichlich Milchsaft hervor, der sehr stark sauer reagirt; wird dieser Saft sorgfältig abgetrocknet und nun die Schnittfläche auf Reagenspapier gedrückt, so erhält man einen sauren rothen Ring, von dem untern Theile der äusseren Zwiebeln herrührend. Die davon umschlossene Fläche ist neutral und trocken, sie rührt von dem Parenchym des Zwiebelkuchens her und zeigt alkalische Punkte als Abdrücke der Gefässbündel desselben. Durchschneidet man das Blätterkonvolut der Zwiebeln oberhalb der umhüllten Terminalknospe und drückt man den frischen Schnitt sogleich ab, so erhält man einen rothen Ring, von dem überwiegend sauren Säfte der äusseren Scheidentheile herrührend, der eine blaue Scheibe umschliesst, welche den überwiegend alkalischen Charakter der inneren jüngsten Blattscheiben bezeugt. Trocknet man aber die Schnittfläche und wartet man, bis sich Tröpfchen auf den Leitzellenbündeln zeigen, drückt man dann die Schnittfläche auf Reagenspapier und hält man sie darauf 5 bis 10 Sekunden

1) So weit dies Parenchym überhaupt noch Saft enthält. Nach der Blüthezeit füllt sich die Masse des Parenchyms mit Luft, nur jedes Gefässbündel bleibt mit einer saftigen Scheide umhüllt.



fest, so zeigt das Bild 2 bis 3 äussere Kreise rother Punkte, von dem sauren Saft der äusseren Zwiebelscheiden herrührend, dann folgen 2 bis 3 Kreise deutlich blauer Punkte von dem alkalischen Saft aus den Leitzellen der inneren Blattscheiden gebildet. Demnach verwandelt sich also auch bei *Allium* der anfangs alkalische Saft der jungen Leitzellenbündel später in sauren. Der Querschnitt der grünen hohlen Lamina der Blätter giebt einen sauren Abdruck ohne blaue Punkte, es müssen also auch hier die Leitzellen sauer sein, während an dem zugehörigen Basaltheil dieselben Zellenstränge alkalisch reagiren, es zeigt sich also, dass innerhalb eines Gefässbündels der untere jüngere Theil alkalisch, der obere ältere sauer ist.

Als Resultat der Beobachtungen an *Zea* und *Allium* ergibt sich, dass auch hier wie bei *Cucurbita* das in Theilung begriffene Gewebe (der Wurzelspitze) alkalisch ist, dass die sehr jungen Gewebemassen schwach alkalisch oder neutral reagiren, dass bei der weitem Entwicklung der Organe das Parenchym sauer wird, während der Leitzellensaft alkalisch bleibt. Ausserdem tritt aber hier noch ein weiterer Wechsel der Reaktion hinzu, insofern der alkalische Saft der Leitzellen später sauer wird.

*Beta vulgaris*. Ich untersuchte Pflanzen mit 3—4 cm dicken, fast runden, gelbschaligen Rüben. Die auf dem Querschnitte in konzentrische Kreise geordneten Bündel enthalten an ihrer axilen Kante einige luftführende Gefässröhren, während der äussere breitere Theil jedes Bündels von cambiformen Leitzellen gebildet ist. Auf abgetrockneten Querschnitten durch die Rübe sieht man deutlich, wie aus jedem Leitzellenbündel klarer Saft hervortritt, der sich zuweilen in hohe, kreisförmige Wälle sammelt, und der bei dem Abdruck auf Reagenspapier deutlich alkalisch erscheint, während das ganze Parenchym sauer ist. In älteren Blattstielen ist das Parenchym sauer, die Leitzellen der Gefässbündel alkalisch.

Bei *Brassica Rapa rapifera* sind die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Beta*. Die untersuchten Pflanzen verschiedener Sorten hatten Wurzeln von der Dicke eines Zeigefingers und sehr grosse gesunde Blätter. Der Querschnitt der Wurzeln zeigt eine radiale Streifung, von der Achse gegen die Peripherie hin laufen hellere Parenchymstrahlen, zwischen denen cambiformes Gewebe liegt, welches bei auffallendem Lichte dunkler aussieht. Innerhalb des letzteren verlaufen dünne Stränge von Gefässröhren. Auf abgetrockneten Schnitten durch die Wurzel sieht man aus dem cambiformen Leitzellengewebe klaren Saft hervordringen, welcher auf dem Lackmuspapier eine deutliche Bläuung hervorruft, während ein frischer Schnitt vermöge des sauren Parenchymsaftes einen überwiegend rothen Abdruck giebt. Die Gefässbündel der Blattstiele lassen zwischen Bast und Gefässröhren aus den Leitzellen ebenfalls alkalische Tropfen hervorquellen, während das Parenchym sauer ist.

Junge Pflanzen von *Brassica oleracea* und *Brassica Napus* zeigten in der Wurzel, dem Stamme und den Blattstielen neben saurem Parenchym einen Leitzellensaft, welcher das Lackmuspapier deutlich blau färbte.

Eine blühende Pflanze von *Sinapis arvensis* liess in der Wurzel neben der schwach sauren Rinde einen alkalischen Ring, der das Holz umgiebt, erkennen; ähnlich im untern Theile des Stammes. Der Querschnitt eines jungen Zweiges brachte keine bestimmte Färbung hervor und enthielt also wahrscheinlich neutralen Saft.

Unter den Papilionaceen zeigte *Lupinus varius* deutlich alkalischen Saft. An blühenden Pflanzen war in der Wurzel Holz und Rinde schwach sauer; zwischen beiden quoll ein wenig Saft hervor, der bei dem Aufdrücken auf Reagenspapier einen blauen Ring bildete; im untern Theile des Stammes verhielt sich die Sache ebenso und selbst in einem jungen Spross mit Blüthenknospen fand sich neben saurem Parenchym auf dem Abdrücke noch ein alkalischer Ring.

Bei *Phaseolus vulgaris* gelang es mir nicht, alkalischen Saft aufzufinden: auch quillt überhaupt kein Saft zwischen Holz und Rinde hervor. Bei blühenden Pflanzen von *Vicia Faba* dagegen schien eine Spur alkalisch reagirenden Saftes aus dem Leitzellengewebe hervorzuquellen.

*Nicotiana latissima* mit 1,5 cm dickem und 1 dm hohem Stamme (junge kräftig vegetirende Pflanze) zeigte schon bei dem Abdrucke des frisch gefertigten Stammquerschnittes einen deutlich blauen Ring innerhalb der sauren Fläche. Wenn man die Schnittfläche abtrocknet, so bemerkt man mit der Lupe innerhalb des Holzringes einen Kreis von kleinen Leitzellenbündeln, aus welchen Safttropfen hervorquellen, auch am Umfange des Holzkörpers tritt etwas Saft hervor und der Abdruck auf Reagenspapier zeigt nun zwei konzentrische blaue Kreise, von denen der innere bedeutend dieker ist. Die mikroskopische Untersuchung zeigt nun, dass innerhalb des Holzringes am Umfange des Markparenchyms zahlreiche Bündel dünnwandiger cambiformer Zellen verlaufen, von denen jedes im Umkreise weite gestreckte Röhren enthält, welche gleich dem umgebenden Parenchym eine sehr komplizierte Gitterporen- oder Siebporen-Bildung erkennen lassen. In den jüngeren Internodien ist die saure Eigenschaft des Parenchyms weniger ausgeprägt und die alkalische Reaktion schwächer. Die jüngsten Internodien innerhalb der Endknospe zeigen weder saure noch alkalische Reaktion. Die Stiele der Blätter zeigen saures Parenchym neben alkalischem Leitzellensaft.

Blühende Pflanzen von *Solanum tuberosum* zeigten mir überall nur saure Reaktion; auch quoll aus den Leitzellen kein erkennbarer Saft hervor, vielleicht, dass jüngere Pflanzen gleich dem Tabak in den Leitzellen dennoeh alkalischen Saft zeigen würden.

Blühende Exemplare von *Borago officinalis* zeigten nur im Umkreise des Holzkörpers der Wurzel eine unbedeutende Bläunung, während alle übrigen Theile sauer reagiren.

Bei *Mesembrianthemum cordifolium* (blühend) fand ich, übereinstimmend mit Payen's Angaben, überall sauren Saft in den Geweben, mit Ausnahme einzelner grosser Zellen, welche über die Oberhaut der Blätter hervorragten, und welche nach dem Aufstechen mit einer feinen Nadel ein Tröpfchen alkalischen Saftes entlassen.

Bei folgenden Pflanzen habe ich bloss saure und keine alkalische Reaktion beobachten können:

*Tropaeolum majus*, alle Organe in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht;

*Achimenes* sp., blühend;

*Tradescantia virginica*, blühend;

*Dahlia variabilis*, kräftige Seitentriebe vor dem Blühen.

*Vitis vinifera*, Lohden;

*Oxalis stricta*, blühend;

*Polygonum Fagopyrum*, blühend;

*Saponaria officinalis*, blühend;

*Mercurialis annua*, blühend;

*Phytolacca decandra*, vor der Blüthe;

*Rheum undulatum*, Blattstiel abgeblühter Pflanzen.

Sehr schwach sauer erschien das Gewebe von jungen Pflanzen von

*Helianthus annuus*,

*Tanacetum vulgare*,

*Artemisia vulgaris*,

*Sonchus asper*.

Den Milchsaft fand ich schwach sauer bei:

*Sonchus asper*,

*Papaver somniferum*.

Es ist, wie ich glaube, wichtig, hervorzuheben, dass in allen Fällen, wo keine sichtbaren Tropfen aus dem Leitzellengewebe hervorquollen, auch keine alkalische Reaktion beobachtet wurde, während dagegen überall, wo der Leitzellensaft in hinreichender Menge ausquillt, seine Reaktion alkalisch ist, mit Ausnahme solcher Fälle, wie bei *Allium* und *Zea*, wo in den fertig ausgebildeten Theilen der vorher alkalische Saft der Leitzellen sauer wird. Ich glaube in diesem letztern Umstande einen weitem Grund für die Annahme finden zu dürfen, dass die alkalische Reaktion in dem Leitzellensaft eine sehr allgemeine sein kann, dass sie sich aber in vielen Fällen der Beobachtung nicht nur deshalb entzieht, weil die Quantität des Saftes für die Untersuchung unzureichend ist, sondern auch deshalb, weil vielleicht der alkalische Zustand dieses Saftes nur kurze Zeit dauert, um dann in den



sauren überzugehen. Wie innig die alkalische Eigenschaft des Zellsaftes mit dem Entwicklungszustande des Organs zusammenhängt, zeigte sich auch daran, dass an sehr dicken Maiswurzeln, welche, ungefähr 5 cm lang, aufgehört hatten zu wachsen, das Gewebe der äussersten Spitze sauer war, während bei kräftig vegetirenden Wurzeln derselben Pflanze das in Theilung begriffene Gewebe der Wurzelspitze deutlich alkalisch reagirt. Es ist für diejenigen, welche dieses subtile Objekt nachuntersuchen wollen, noch zu bemerken, dass die Region der Wurzelspitze an kräftig vegetirenden Maispflanzen, welche alkalisch reagirt, kaum 1 mm lang ist: man schneidet von der Wurzelspitze mit einem scharfen Rasirmesser ein kurzes kegelförmiges Stück weg, welches ungefähr 1 mm lang ist und wodurch die Wurzelhaube entfernt wird. Den hergestellten Querschnitt drückt man sogleich auf neutrales Reagenspapier und erhält so eine deutlich, aber schwach blaue Scheibe, ein zweiter Abdruck von derselben Schnittfläche ist gewöhnlich zu schwach, da das junge Gewebe nur äusserst wenig Saft entlässt.

### Resultate.

Die beschriebenen Fälle zeigen, dass Payen's und Gaudichaud's Ansicht, als ob alkalische Säfte nur in gewissen „spezifischen“ Zellen einiger „exceptionellen“ Pflanzen vorkämen, nicht gerechtfertigt ist, dass vielmehr die alkalischen Säfte in einer grossen Zahl unserer gemeinen Kulturpflanzen neben sauren Säften vorkommen; und zwar zeigen die vorstehenden Untersuchungen, dass gerade diejenigen Säfte vorzugsweise alkalisch sind, denen wir eine hohe Wichtigkeit für das Leben der Pflanzen nicht absprechen dürfen, nämlich in den dünnwandigen Zellen, welche bei vollständig ausgebildeten Gefässbündeln krautiger Pflanzentheile zwischen dem Baste und den Gefässröhren liegen. Dass gerade diese dünnwandigen Zellen die wesentlichsten Elemente der Gefässbündel darstellen, darf zunächst aus dem Umstande gefolgert werden, dass dieselben in den Gefässbündeln lebenskräftiger Theile, wie es scheint, niemals fehlen. Es sind offenbar diese dünnwandigen Elemente der Gefässbündel, welche auch bei solchen Familien der Gefässpflanzen schon auftreten, wo eigentliche Gefässe und Bastzellen noch mangeln, und während in den äussersten Endigungen der Gefässbündel der Blattnerveu höherer Pflanzen der Bast und die Gefässe beinahe oder ganz aufhören, bilden die Leitzellenbündel die äussersten Endigungen. Ein weiterer Grund, der mich bestimmt, gerade diesen dünnwandigen Zellen der Gefässbündel eine besondere Wichtigkeit für die Ernährung der Pflanze zuzuschreiben, liegt in dem Umstande, dass man in diesen Zellen ohne Ausnahme einen protoplasmatischen Saft nachweisen kann, welcher eiweissartige Stoffe einschliesst, so weit mikroskopische Anwendung der Reagentien im Stande ist, diese Stoffe als solche zu erkennen. Es dürfte sich vielleicht die Annahme rechtfertigen, dass die alkalische Reaktion des Leitzellensaftes eben mit dem

Vorwiegen eiweissartiger Substanzen in demselben innig verbunden ist, während dagegen die Gegenwart von Stärke und Zuckerarten im Parenchym vielleicht kausal verbunden ist mit dem konstanten Auftreten saurer Säfte in diesen Geweben.

Die angeführten Thatsachen zeigen ferner, wie sehr eigenthümlich die Zellwandungen sich in Bezug auf ihre endosmotischen Eigenschaften verhalten, insofern diese äusserst dünnen Wandungen im Stande sind, eine vollständige Ausgleichung der sauren und der alkalischen Säfte zu hindern, und es zeigt sich hierbei, wie nöthig die grösste Vorsicht ist, wenn wir die an thierischen Häuten studirten Gesetze der Endosmose auf die inneren Vorgänge bei lebendigen Pflanzen anwenden wollen. Es schliesst sich an diese Betrachtung eine interessante Thatsache an, welche zuerst von Gaudichaud entdeckt wurde (Comptes rendus 1848 T. XXVII. p. 35). Gaudichaud erzählt, er habe *Mesembrianthemum crystallinum* auf Teneriffa sammeln lassen, er habe 2 oder 3 abgeschnittene Zweige davon über Nacht in Wasser gestellt und dann gefunden, dass dieses Wasser deutlich alkalisch geworden sei. Er wirft die Frage auf, wie es möglich gewesen sei, dass eine wesentlich saure Pflanze eine so grosse Quantität alkalischer Materie habe abgeben können. Gaudichaud erklärt die Thatsache folgendermassen: Die welk gewordenen Zweige hätten viel Wasser aufgenommen, alle Gewebe seien dann turgescient geworden, die peripherischen Bläschen hätten von innen und von aussen sich vollgesogen und dafür durch Endosmose das Produkt ihrer besondern Sekretionsthätigkeit an das Wasser abgegeben. Er erwähnt, dass er dieses Experiment öfter wiederholt habe und führt dann unter dem Texte an, er habe Tropfen destillirten Wassers auf die Blätter einer grossen Anzahl von Pflanzen gebracht und dieselben dann alkalisch gefunden, eine Thatsache, über welche er sich nicht weiter ausspricht. Ich habe Wassertropfen auf die Blätter von *Tropaeolum majus* und *Cucurbita* gesetzt und ebenfalls nach einiger Zeit die Tropfen alkalisch gefunden. Es wäre möglich, dass die alkalischen Säfte, welche sich innerhalb des Gewebes vorfinden, eine grössere Fähigkeit besitzen, aus dem Gewebe heraus in das berührende Wasser hinein zu diffundiren, wobei die Dazwischenkunft der sauren Säfte für die Erklärung keine Schwierigkeiten mit sich führt, denn dass aus einem Gemenge verschiedener gelöster Stoffe vorzugsweise einer oder einige durch die Haut hindurch diffundiren, mit Zurücklassung der andern, liegt ganz im Wesen der Diffusionsprozesse. Indessen könnte man über die Herkunft des Alkalis in den Wassertropfen, welche man einige Zeit ( $\frac{1}{2}$  Stunde) auf einem frischen Blatte liegen lässt, noch Zweifel hegen, insofern auch das atmosphärische Ammoniak bei genaueren Versuchen dieser Art auszuschliessen wäre. Dass aber frische Blätter in der That vorzugsweise Alkalien an das sie benetzende Wasser abgaben, geht unzweifelhaft aus einer Angabe Th. de Saussure's hervor. „Wäscht man, sagt er (Recherches

chmiques Uebers. v. Voigt 1805. p. 263), eine frische Pflanze mit Wasser, so raubt man ihr durch diese Flüssigkeit die alkalischen Salze in grösserem Verhältniss, als alle anderen Bestandtheile der Asche.“ In der Asche der am 1. Mai gesammelten Blätter von *Corylus Avellana* fand er 26% lösliche Salze (meist Alkalien); dagegen fand sich in der Asche soleher Blätter, welche im frischen Zustande 8mal, je eine Viertelstunde lang in kaltes destillirtes Wasser getaucht worden waren, nur 8,2% derselben Substanzen, während die phosphorsauren Salze durch das Waschen nur in sehr geringem Grade ausgezogen wurden. Es muss freilich dahingestellt bleiben, ob dieses Resultat lediglich auf Rechnung verschiedener Diffusibilität der verschiedenen Substanzen zu setzen ist, denn es wäre möglich, dass die phosphorsauren und die Salze der alkalischen Erden an gewisse organische Stoffe so gebunden sind, dass sie dadurch überhaupt unfähig werden, zu diffundiren.

Ich habe die zuletzt erwähnten Anführungen deshalb gemacht, weil sie zeigen, dass in der Organisation der Pflanzengewebe Einrichtungen vorhanden sind, durch welche die Verbreitung der verschiedenen Stoffe von Zelle zu Zelle in einer uns noch dunklen Weise geregelt wird und insofern bietet das Vorkommen stark alkalischer und stark saurer Säfte in benachbarten Geweben ein besonders auffallendes Beispiel dar.

Bonn, den 12. Juli 1862.

#### Zusatz zur fünften Abtheilung.

An die vorausgehenden Abhandlungen würde sich naturgemäss ein längerer Aufsatz: „Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen“ (in der Regensburger „Flora“ 1863, No. 3, 4, 5) anschliessen, wo ich die damals herrschenden Vorstellungen über den sogenannten „absteigenden Saft“ einer eingehenden Kritik unterzog. Da diese Abhandlung jedoch vorwiegend theoretische Darlegungen enthält, die ich dann besser in meinen Büchern gegeben habe, und da es mir in dieser Sammlung wesentlich nur auf die von mir zuerst festgestellten Thatsachen ankommt, so mag es hier genügen, auf jene Abhandlung hinzuweisen.

Eine Abhandlung über das Inulin (in botan. Zeitg. 1864) ist ihrem Inhalt nach so allgemein bekannt, dass mir ihre nochmalige Publikation überflüssig scheint.













